

П. Джиллер

Структура сообществ и экологическая ниша



Community Structure and the Niche

Paul S. Giller

**Department of Zoology,
University College, Cork,
National University of Ireland**

**London New York
Chapman and Hall**

П. Джиллер

Структура сообществ и экологическая ниша

Перевод с английского
Н. О. Фоминой

под редакцией
д-ра биол. наук **Б. М. Медникова**



МОСКВА
«МИР»
1988

ББК 28.08

Д41

УДК 574.2

Джиллер П.

Д41 Структура сообществ и экологическая ниша: Пер.
с англ. — М.: Мир, 1988. 184 с.
ISBN 5—03—001267—2

В книге автора из Ирландии обобщены основные концепции и направления того раздела экологии, который изучает структуру сообществ и взаимоотношения в них живых организмов. Принципы организации сообществ описаны с позиции современных представлений об экологической нише.

Предназначена для экологов и лиц, занимающихся вопросами охраны окружающей среды, а также для студентов-биологов.

Д $\frac{2001050000-070}{041(01)-88}$ 140 — 88, ч. 1

ББК 28.08

Монография

Пол Джиллер

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Заведующий редакцией
член-корреспондент АН СССР Т. М. Турпаев
Заместитель заведующего редакцией М. Д. Гроздова
Научный редактор Ю. Л. Амченков
Младший редактор О. В. Шагинян
Художник С. В. Красовский
Художественный редактор А. Я. Мусин
Технический редактор Е. Н. Прохорова
Корректор Т. М. Подгорная

ИБ № 6085

Сдано в набор 27.04.87. Подписано к печати 05.02.88. Формат 60×90/16. Бумага книжно-журнальная. Печать высокая. Гарнитура литературная. Объем 5,75 бум. л. Усл. печ. л. 11,50. Усл. кр.-отт. 11,87. Уч.-изд. л. 12,54. Изд. № 4/4859. Тираж 4 200 экз. Зак. 566. Цена 1 р. 30 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2

Ленинградская типография № 2 головное предприятие ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 198052 г. Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29.

Редакция литературы по биологии

ISBN 5—03—001267—2 (русс.) © 1984 Paul S. Giller. This book was originally published in the English language by Chapman and Hall of London

ISBN 0—412—25110—8 (англ.)

© перевод на русский язык, «Мир», 1988

Предисловие редактора перевода

Предлагаемая вниманию советского читателя книга предназначена для студентов-биологов старших курсов, аспирантов, лиц, изучающих экологию самостоятельно, и исследователей, которых интересуют проблемы структуры популяций и экологических ниш. В последние годы эти вопросы приобретают в экологии ключевое значение.

Как справедливо указывает автор, прежний, ставший привычным, популяционный подход при изучении сложных структур природных сообществ оказался совершенно недостаточным. Уравнения Лотки — Вольтерра, промысловая ихтиология Ф. И. Баранова, теория динамики численности Бивертон — Холта исходят из свойств изолированной популяции без учета тех сложных и противоречиво действующих факторов, которые мы называем биотическими. Из безупречных на вид дифференциальных уравнений вытекает, например, что, вылавливая рыбу старших возрастов, мы улучшаем кормовую базу для младших поколений, сводя лес, расчищаем место под солнцем для подростка и т. д. А на деле численность рыбы не восстанавливается, ибо место ее в экосистеме занимают сорные, непромысловые виды, вместо лесов появляются пустоши. В багаже «практической экологии» накопилось чересчур много несбывшихся прогнозов, неоправдавшихся рекомендаций, непредсказанных катастрофических последствий хозяйственной деятельности, ставящих порой под угрозу само существование живой природы на огромных территориях. Именно поэтому так актуально развитие экологии и в первую очередь — проблемы ниши.

Оглядываясь назад, мы находим основы учения о нише еще в трудах Ч. Дарвина, который в 1859 г. в «Происхождении видов» достаточно четко указал, что распространение как животных, так и растительных организмов на Земле и структура их

сообществ определяются в первую очередь биотическими факторами, такими как конкуренция и хищничество. Абиотические факторы (температура, влажность, состав почвы, инсоляция) влияют на развитие организмов большей частью опосредованно, изменяя в разной степени способность разных видов к конкурентной борьбе за существование. Однако лишь в нашем веке окончательно сложилось представление о нише как о месте того или иного вида в многомерном пространстве, месте, определяемом в первую очередь взаимоотношениями с соседями по экосистеме. Уже хорошо известен афоризм о нише как о «профессии» вида. Новый подход вызвал к жизни и новые термины, звучащие на русском языке пока еще непривычно, такие как «ассамблея», «гильдийная структура» и сама «гильдия».

Ценность книги П. С. Джиллера именно в том, что она вводит читателя в мир новых, нередко дискуссионных и противоречивых представлений: примечательно, что большая часть из 326 цитируемых им работ опубликована в последнее десятилетие. При чтении этой книги возникает ощущение, что читатель находится на представительном совещании, где ведется оживленная и плодотворная дискуссия, в которой порой хочется принять участие. Убежден, что многие из читателей в зависимости от специализации и собственного опыта будут склоняться к той или иной модели или же попытаются разработать свою. Обширный материал, приведенный в книге Джиллера, на мой взгляд, достаточно ясно свидетельствует о том, что традиционный математический аппарат популяционной экологии в экологии сообществ малоперспективен. По-видимому, будущее за построением машинных моделей, за машинными экспериментами, оправдавшими себя именно при анализе сложных систем со многими связями и многими переменными.

Автор сконцентрировал свое внимание главным образом на двух важных параметрах сообществ — на числе видов и численности представляющих их особей. Это главные, исходные, но далеко не единственные параметры, характеризующие сообщество. Он указывает, что основополагающий принцип учения о нише — принцип конкурентного исключения, полученный в экспериментах Г. Ф. Гаузе, — нельзя проверить. Это не совсем точно: то, что «полные конкуренты не могут сосуществовать бесконечно», нельзя доказать строго математически. Но в опытах и практической деятельности мы часто обнаруживаем такие ситуации, а в тех случаях, когда сосуществование все-таки наблюдается, конкуренция всегда оказывается неполной. Вопрос лишь в том, существуют ли вообще в природе полные конкуренты, если против их сосуществования направлен эволюционный процесс. По-видимому, проблему можно сформулировать

иначе: каким способом в каждом конкретном случае ликвидируется полное перекрывание ниш — гибелью одного из конкурентов или расхождением их по «профессиям»?

Бряд ли следует преувеличивать степень экологической идентичности и ее следствия — конвергентной эволюции. Например, в случае суккулентных молочаев и кактусов, американских грифов и дневных хищных птиц ни экологическая, ни морфологическая конвергенции не доходят до конца: место древоидных молочаев в сообществе определяют главным образом не колючки, а ядовитый млечный сок. Американских грифов сближали с аистообразными задолго до того, как Ч. Сибли показал их генетическую близость.

Утверждение автора, что длина пищевых цепей не зависит от широты местности, справедливо лишь для суши, но не для океанической пелагиали. В тропическом океане цепи, ведущие к конечным консументам, например к кашалоту, гораздо длиннее, чем в Арктике и Антарктике. Можно было бы отметить еще ряд спорных моментов, однако в предисловиях принято подчеркивать достоинства, а не недочеты, без которых ни одна книга не обходится.

В настоящее время вопросы охраны природы приобрели важное значение. Теперь уже ясно, что для спасения любого вида требуется не только (и не столько) охрана его самого, но и поддержание его ниши, стабилизация сообщества. Все меры, направленные на сохранение гепарда в среднеазиатских пустынях, не достигли цели: этот специализированный хищник был обречен на вымирание, как только резко снизилась численность его жертв — джейранов. Недостаточно регулировать отстрел сайгаков и диких северных оленей, нужно еще не преграждать пути их сезонных миграций каналами и линиями газопроводов. Короче, охрана любого вида — это охрана его ниши. Наилучший результат дают ландшафтные заповедники, но возможности их расширения весьма ограничены.

Проблему ниши следует учитывать не только при охране природы, но и при акклиматизации и реакклиматизации. Мало-перспективно, например, разводить овцебыков во многих местах нашей Арктики даже там, где они существовали в плейстоцене: повышение влажности климата, многоснежье сделали эти места для них непригодными. Многих неудач при акклиматизации можно было бы избежать, если бы учитывались особенности ниши переселяемого вида.

Можно назвать еще немало экологических проблем, в том числе важных в хозяйственном отношении, для разрешения которых концепция ниши является главной. Среди них, в частности, регуляция промысла рыб и беспозвоночных, проблемы природной очаговости болезней, лесное и охотничье хозяйство,

борьба с сорняками и вредителями, создание сбалансированных сообществ на новых местах — в искусственных водоемах, лесопосадках — и многое другое. Поэтому мы убеждены, что содержательная книга П. С. Джиллера найдет в нашей стране много читателей.

Б. М. Медников

Предисловие

В экологических исследованиях, связанных с выяснением структуры природных сообществ, в течение двух последних десятилетий происходит постепенное смещение интересов. Вначале в этой области экологии преобладал популяционный подход, при котором главное внимание уделяется способам изменения отдельных популяций и выявлению факторов, влияющих на эти изменения. В настоящее время динамика отдельной популяции вырисовывается уже довольно ясно, однако на уровне сообщества в целом этот поход оказался не очень плодотворным. В природных условиях лишь немногие виды можно рассматривать как изолированные популяции, потому что отдельные виды в большинстве случаев представляют собой взаимодействующие части многовидовых систем. Это заставило экологов перейти к концепции сообщества, т. е. изучать взаимоотношения между видами в пределах сообществ и исследовать истинную организацию природного сообщества как единого целого. Такой подход привел в свою очередь к разработке ряда новых концепций и идей, в том числе теории ниши, распределения ресурсов, гильдийной структуры, лимитирующего сходства, ширины ниши, перекрывания ниш и т. п., которые еще совсем недавно изучались главным образом с теоретической точки зрения. Однако литература постепенно пополняется множеством новых данных, особенно по таким важнейшим вопросам, как островная биогеография и распределение ресурсов между близкородственными видами.

В понятие структуры сообщества входят типы распределения ресурсов, обилие видов сообщества в пространстве и во времени, а также свойства, относящиеся к уровню сообщества в целом: трофические уровни, сукцессия, круговорот питательных веществ и т. п. В книге небольшого объема было бы трудно

рассмотреть такую сложную и широкую концепцию во всех ее аспектах. Однако, сосредоточив внимание на двух важных показателях организации сообщества, а именно на числе входящих в него видов и их относительном обилии, можно начать изучение как общих принципов устройства и функционирования природных сообществ, так и определение типов их структуры и основных управляющих ею закономерностей.

Понимание принципов функционирования сообщества находит практическое применение в таких разнообразных областях, как землепользование, водное хозяйство, борьба с вредителями культурных растений и переносчиками тропических болезней, создание заповедных зон и рациональное использование мировых рыбных запасов. Таким образом, необходимость ясного ответа на вопрос о том, что представляют собой структура и динамика природных сообществ, совершенно очевидна.

Эта книга задумана как введение в существующие в настоящее время теории и представления о структуре сообщества, облегчающее знакомство с обширной и более специальной литературой по данному вопросу. Изучение экологии сообществ находится сейчас на подъеме, который будет продолжаться до тех пор, пока не накопится достаточного количества полевых данных для детальной проверки существующих ныне теорий и определения задач новых теоретических поисков. Таким образом, в этой быстро развивающейся области экологии имеется обширное поле для дальнейшей работы.

ГЛАВА 1

Введение и определения

1.1. Сообщество

В самых общих чертах термин «сообщество» означает группу совместно обитающих видовых популяций, например, в каком-либо пруду или лесу. Однако многие авторы говорят о сообществах птиц, насекомых, растений и т. п., что вносит путаницу и искажает масштабы и истинный экологический смысл этого термина. Для такой группы сходных видовых популяций, встречающихся вместе, лучше пользоваться термином «ассамблея» (например, ассамблея птиц, насекомых или растений). Сообщество организмов следует рассматривать прежде всего как некое организованное целое, и любое определение должно отражать взаимодействия между входящими в его состав популяциями всех трофических уровней, которые имеются в данном местообитании [1]. Действительно, виды адаптируются к присутствию других видов, а поэтому так же, как и популяции, обладают свойствами, выходящими за пределы свойств составляющих их особей; сообщество — это нечто большее, чем простая сумма отдельных популяций и их взаимодействий [2]. В настоящее время самым точным можно считать определение Уиттейкера [3], который описывает сообщество как сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своими собственными составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями. Несмотря на все эти уточнения, трудно сказать, что такое природное сообщество и как мы его распознаем, а поэтому концепция сообщества нередко оказывается некой абстракцией. В действительности сообщества — это открытые системы и обычно непрерывно переходят одно в другое вдоль тех или иных градиентов среды, а не занимают четко ограниченные зоны, как представляли себе ранние теоретики

[2, 4]. С такими же трудностями сталкивались и популяционные биологи, пытаясь дать определение популяции. Иногда природная популяция бывает ограничена неоднородностью среды и топографическими барьерами; иногда ее выделяют, руководствуясь субъективным мнением, произвольным выбором или потребностями эксперимента. Такими же критериями пользуются экологи, занимающиеся изучением сообществ. Например, некоторые теоретики называют сообществом просто произвольный набор видов [5]. Другой метод состоит в объективном установлении границ сообществ на основании так называемой кривой

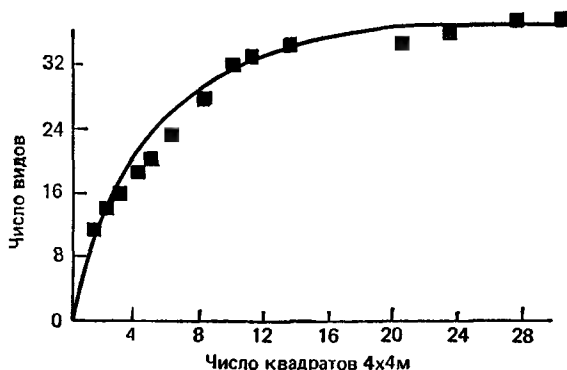


Рис. 1.1. Кривая число видов — площадь в растительной ассамблее подлеска в одном из лесов Северной Каролины [6].

число видов — площадь. Построив график зависимости накопленного числа видов от увеличения обследуемой области, можно получить характеристическую кривую (рис. 1.1). Минимальная площадь, содержащая репрезентативное для данного сообщества сочетание видов, соответствует точке, в которой эта кривая выходит на плато. Границы озерных и лесных сообществ установить несколько легче, хотя нередко исследователи произвольно рассматривают только какую-то часть таких систем. Несмотря на трудности определения сообщества, его изучение представляет собой важный шаг в нашем познании природы как единого целого.

1.2. Структура сообщества

Принято считать, что сообщества как живые системы взаимодействующих видовых популяций имеют определенную организацию и что эколог, занимающийся их изучением, должен понять и объяснить ее. Одна из задач этой книги состоит в том,

чтобы определить и обсудить те закономерности, которые, по всей видимости, придают сообществам известную степень организации.

1.2.1. Уровни изучения

Один из возможных способов исследования организации сообщества — изучение его на уровне отдельных составляющих, когда поведение и динамика популяций индивидуальных видов рассматриваются с точки зрения взаимодействий между популяциями и в пределах каждой из них. Такой метод, возникший при популяционных исследованиях отдельных видов или пар видов, трудно распространить на многовидовые системы [7]; поэтому к таким системам стараются применять альтернативный холистический подход, при котором упор делают на общие особенности структуры сообщества. В подобного рода исследованиях полезной оказывается концепция гильдии, т. е. группы видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом [8]. Члены таких гильдий сильно взаимодействуют друг с другом и слабо — с остальным сообществом. Так, можно говорить о гильдии насекомоядных птиц или о гильдии ящериц со сходным местообитанием. Исследования на этом уровне имеют важное значение, так как гильдии, по-видимому, служат аренами наиболее интенсивных межвидовых взаимодействий [9].

1.2.2. Попытка определения

Может показаться, что экологи растений и экологи животных по-разному понимают термин «структура сообщества», однако по существу как те, так и другие имеют в виду одно и то же. К структуре сообщества относятся: а) всевозможные способы связей и взаимодействий между отдельными членами сообщества (например, типы распределения ресурсов и пространственное и временное обилие видов в данном сообществе); б) проявляющиеся на уровне сообщества свойства, обусловленные этими взаимоотношениями (трофические уровни, скорости и эффективности связывания энергии и ее переноса, сукцессия, круговорот питательных веществ и т. п.). В книге такого объема было бы трудно коснуться всех сторон этой сложной и обширной проблемы. Можно, однако, проанализировать структуру сообщества, сосредоточив внимание на двух важных показателях его организации, а именно на числе составляющих его видов и их относительном обилии [10]. Пользуясь этими двумя показателями, можно затем попытаться ответить на следующие вопросы:

1) как виды приспосабливаются друг к другу, образуя сообщество?

2) чем определяется число видов, составляющих разные сообщества?

3) как могли бы взаимодействия между видовыми популяциями ограничивать это число сверху?

4) с чем связаны различия в относительном обилии видов в сообществе?

Располагая такими данными, эколог может выявить общие закономерности в организации природных сообществ разных географических областей, подтвердить наличие у них определенной структуры и приступить к выявлению некоторых «основных правил» их организации. Говоря попросту, экологам известно, что биотические сообщества резко различаются по числу входящих в них видов животных и растений (т. е. по видовому богатству), причем при большом видовом богатстве между сообществами существуют различия по относительному обилию составляющих видов. Нам необходимо понять, почему это так.

1.3. Видовое разнообразие

Наряду с такими простыми показателями, как число видов, нередко в качестве более наглядной характеристики богатства сообщества используют видовое разнообразие, поскольку в этот показатель входит как число видов, так и их относительное обилие. Выбор одного из всей массы предложенных математических индексов зависит от возможности обнаружить и определить все имеющиеся в сообществе виды, а также от трудности оценки их обилия. Выведение, теория и практическое использование таких индексов разнообразия описаны в ряде обзоров [11, 12]. Для многих целей число имеющихся видов служит простейшей и самой полезной мерой локального или регионального разнообразия.

1.4. Тенденции в изменении видового богатства

1.4.1. Широтные градиенты

Один из методов оценки числа видов, встречающихся в различных областях, состоит в следующем: карты обширных территорий разбивают на квадраты одинаковой величины и накладывают на них карты географических ареалов отдельных видов [13, 14]. Эти и другие исследования выявили хорошо известные широтные градиенты видового богатства, т. е. заметное увеличение числа видов в большинстве групп организмов по направлению к экватору. Ярким примером служит сравнение разнообразия древесных пород в большинстве дождевых тропических лесов и однородных древостоев северных районов. Типичный широтный градиент наблюдается у гнездящихся птиц (рис. 1.2), а Фишер [15] описал аналогичные градиенты для муравьев,

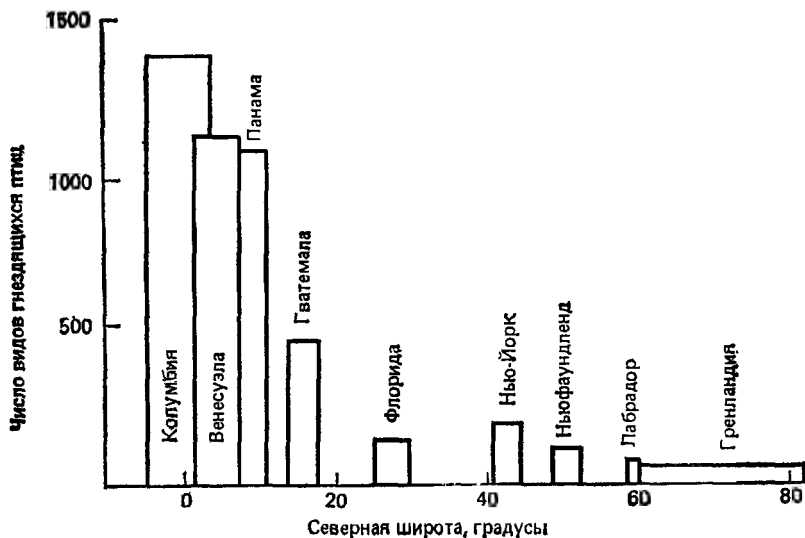


Рис. 1.2. Широтный градиент разнообразия гнездящихся птиц [15].

кораллов, оболочников, равноногих раков, голожаберных и брюхоногих моллюсков. Из недавних примеров можно назвать американских насекомоядных птиц [14, 16], ящериц (рис. 1.3) и эндемичных австралийских дрозофил [17]. Один из недостатков подобных исследований связан с тем, что число местообитаний в данном квадрате или данной области зависит от рельефа местности. Другой недостаток — большее разнообразие местообитаний в низких широтах (от тропических до бореальных в зависимости от высоты над уровнем моря), чем в высоких (где

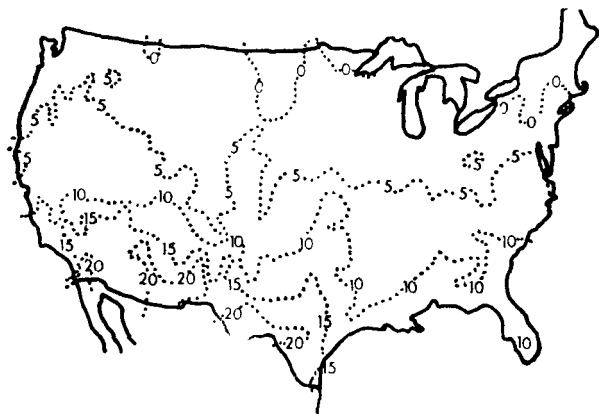


Рис. 1.3 Плотность видов ящериц в разных районах США [14].

разнообразие постепенно сокращается); неудивительно поэтому, что при глобальном сопоставлении тропики оказываются богаче видами. И все же даже сравнение сходных местообитаний, например высокогорий, показывает, что в тропиках видовое разнообразие больше [9].

1.4.2. Градиенты местообитаний

В исследованиях меньшего масштаба сравнивается видовое богатство по многим различным местообитаниям в пределах широтных поясов. При этом обычно выявляются различия между

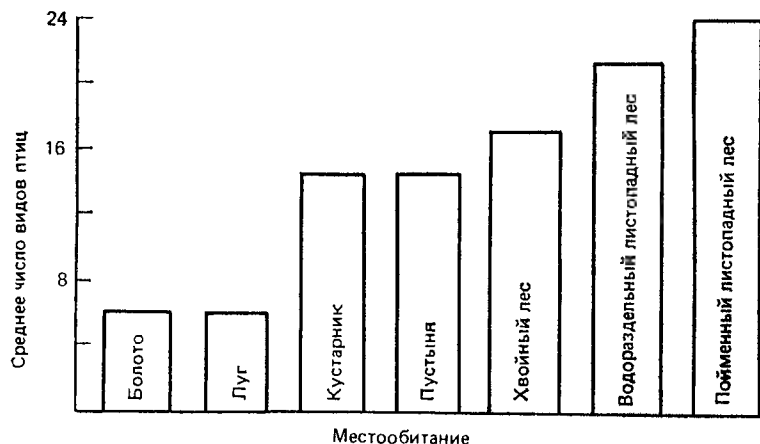


Рис. 1.4. Видовое богатство птиц в характерных местообитаниях умеренной зоны (Tramer E., Ecology, 1969, 50, 927—929).

смежными местообитаниями, даже если между ними нет физических преград, препятствующих переходу видов из одного местообитания в другое (рис. 1.4). Описаны также четкие тенденции изменения числа видов в зависимости от абсолютной высоты местности, ее рельефа, величины и местоположения острова, полуостровного эффекта и близости к океану [15].

1.4.3. Исключения из правила

Широтные градиенты присущи не всем организмам. Они не обнаружены в таких группах илловых морских беспозвоночных, как офиуры и голотурии, которые вообще не отличаются большим разнообразием. Не выявляются они и у переднежаберных моллюсков сем. Naticidae, обитающих в толще мягкого дна водоемов, тогда как у переднежаберников эпифауны широтные градиенты хорошо выражены [15]. У австралийских позвоночных широтные градиенты практически отсутствуют [14]; они зачастую не вполне ясно выражены в растительных ассоциациях, за исключением лесов [18]. Преобладающая тенденция ино-

гда принимает противоположное направление, что часто отмечалось для небольших специализированных таксонов. Например, песчанники и ржанки более разнообразны в Арктике [10]; для листопадных лесов восточных областей США характерно большее разнообразие гнездящихся птиц в высоких широтах, а сумчатые, по-видимому, более разнообразны в умеренных областях, чем в тропиках [14]. Красные и бурые водоросли также разнообразнее в умеренном климате [15]. Тем не менее эти исключения из правила заслуживают дальнейшего исследования, и выявление их причин столь же важно для понимания структуры сообществ, как и успехи, достигнутые в объяснении описанных выше общих тенденций.

1.5. Новая формулировка проблемы

Эти повторяющиеся закономерности в распределении видового богатства позволяют считать, что для них можно найти общее объяснение. Если исходить из того, что сообщество представляет собой некий структурированный комплекс организмов, то его структура должна определяться взаимодействиями между составляющими его организмами. Экологическая ниша — это отражение места, занимаемого организмом или видом в сообществе, причем в это понятие входят помимо устойчивости к физическим факторам среды также взаимодействия с другими организмами. В связи с закономерностями в распределении видового богатства возникает очевидный вопрос: «Каковы главные факторы, регулирующие число видов в той или иной области?» Исходя из того, что отдельные виды занимают различные ниши, этот вопрос можно сформулировать точнее: «Какие факторы регулируют число ниш в данной области?» Прямым результатом попыток теоретического разрешения этой проблемы было появление таких терминов, как упаковка видов, перекрывание ниш и ширина ниши, и объединение соответствующих им концепций в почти самостоятельную дисциплину — теорию ниши.

ГЛАВА 2

Теория ниши

Концепция ниши проникла во все разделы экологии, однако она оказалась несколько запутанной в результате популяризации и попыток придать объективность идее, которая первоначально была субъективной (например, использование системного подхода [19] или математическое обобщение близких концепций [5]). Эта концепция возникла как попытка дать всестороннее описание роли вида в сообществе, определяя все связи между популяциями, сообществом и данной экосистемой. В таком понимании ниша связывает между собой концепции популяции и сообщества, описывая, каким образом экологические объекты приспособляются друг к другу, образуя устойчивое функционирующее целое и позволяя понять, каким образом даже весьма различные сообщества могут походить друг на друга в самых существенных чертах своей организации. Именно эта роль ниши привела к тому, что за последние 30 лет внимание к ней сильно возросло.

2.1. Развитие концепции ниши

Вопрос этот подробно рассмотрен другими авторами [5, 20], однако мы считаем полезным дать здесь его краткий обзор.

Гринелл [21] ввел термин «ниша» для обозначения самой мелкой единицы распространения вида. Он подразумевал, что ниши разных видов не перекрываются, и, таким образом, определял потенциальный характер распространения отдельного вида в отсутствие взаимодействий с другими видами. Определение ниши, данное Элтоном [22], охватывает главным образом функциональный ее аспект, описывая нишу как место данного организма в биотической среде в смысле его пищевых связей и взаимодействий с врагами. Определение Элтона каса-

лось в сущности реального, а не потенциального места данного вида в природе.

2.1.1. Принцип конкурентного исключения

Одновременно с концепцией ниши развивалась связанная с ней концепция конкурентного исключения. Согласно этой концепции, два вида с идентичной экологией не могут сосуществовать в одном и том же месте. Сама идея вытекала из работ Дарвина [23], а Гриннелл дал ее качественную формулировку, но она, по-видимому, не вызвала в то время большого интереса. Однако проведенные в период между 1920 и 1940 гг. математические расчеты (уравнения Лотки — Вольтерра) и контролируемые лабораторные эксперименты (знаменитые работы Гаузе и Парка) показали, что при установлении равновесия между популяциями двух видов часто имеет место конкурентное исключение. С тех пор принцип конкурентного исключения, гласящий, что «полные конкуренты не могут сосуществовать бесконечно», стал одним из главных догматов теоретической экологии [20]. Для нас здесь важно следствие, вытекающее из этого принципа. Если два вида сосуществуют, то между ними должно быть какое-то экологическое различие, а это означает, что каждый из них занимает свою особую нишу.

Научную ценность гипотезы конкурентного исключения можно подвергать сомнению (см., например, [9, 20]), поскольку ее нельзя проверить. Однако она играет огромную роль в развитии концепции ниши, а также заставляет экологов искать ответы на ряд вопросов: каким образом сосуществуют сходные виды? сколь велики должны быть различия между видами, чтобы они могли сосуществовать? как удастся избежать конкурентного исключения? Эти вопросы направили исследования по пути, ведущему к более глубокому пониманию организации сообщества.

2.1.2. Многомерный подход

В сороковых и пятидесятых годах было распространено весьма туманное определение ниши как «профессии» данного организма в конкретном сообществе (см., например, [24]), однако затем в работе Хатчинсона [25] было дано ее формальное и потенциально количественное определение. Хатчинсон считал, что нишу следует определять с учетом всего диапазона физических, химических и биотических переменных среды, к которым должен быть адаптирован данный вид и под действием которых видовая популяция живет и возобновляется бесконечно долгое время. В идеале каждую такую переменную можно рассматривать как некий градиент, на котором у каждого вида имеется свой диапазон активности или устойчивости. Примером служит

освещенность в лесу, которая убывает логарифмически от вершин деревьев к почве, по мере того как растения преграждают путь свету [11]. Эволюция видов идет в соответствии с этим градиентом, и каждый из них адаптируется к разным диапазонам освещенности. В некоторых бореальных лесах это приводит к идеальной структуре, основанной на распределении растений по высоте и объединяющей 5—7 видов, в число которых входят: деревья лесного полога, более низкие деревья, высокие и низкие кустарники и травы, мох, практически не возвышающийся над уровнем земли [11].

Градиент каждого фактора среды можно представить себе как некое измерение пространства. Если данная ниша имеет n значимых измерений, то ее можно описать в терминах n -мерного пространства, или гиперпространства. В принципе это можно сделать, последовательно добавляя по одному измерению. На рис. 2.1 изображена реакция некоего вида на градиент одного из факторов среды, где некоторая мера приспособленности дает нормальное распределение относительно точки оптимума на градиенте. Можно также графически представить реакции вида одновременно на два и три ресурса (рис. 2.2) и распространить эту операцию на любое число координатных осей, используя принципы n -мерной геометрии [9]; в результате получится очень сложное гиперпространство, отражающее реакции данной видовой популяции на все факторы среды. Предполагается, что при этом учтены все значимые переменные и что они независимы друг от друга. Далее Хатчинсон различает два состояния видовой ниши: *фундаментальную нишу*, охватывающую все множество оптимальных условий, в которых данный вид может обитать в отсутствие врагов, и *реализованную нишу*, или тот фактический комплекс условий, в которых

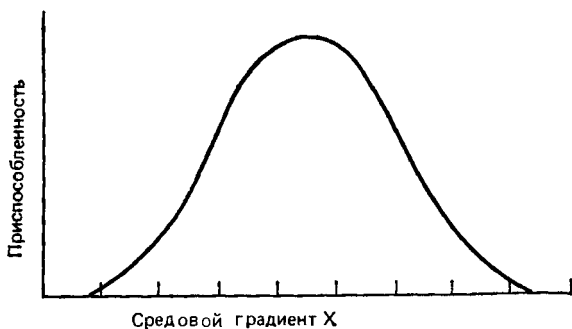


Рис. 2.1. Реакция вида на градиент одного из факторов среды. Приспособленность оценивается по успеху размножения, величине популяции и выживаемости.

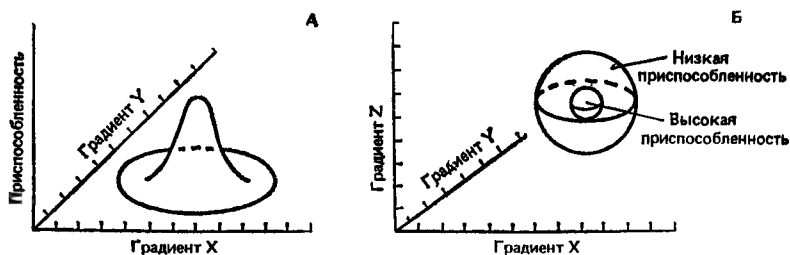


Рис. 2.2. Одновременная реакция вида на два (А) и на три градиента факторов среды с учетом приспособленности вида (Б) [9].

этот вид обычно существует. Реализованная ниша меньше фундаментальной или равна ей.

Такой многомерный подход дает возможность представить себе взаимоотношения между видами и тем самым способствует нашему пониманию организации сообщества. Грубо говоря, общее пространство ниш данного местообитания можно представить себе в виде «*n*-стороннего» ящика, в который все ниши данного сообщества упакованы подобно «*n*-сторонним» шарам. Если ниши всегда дискретны (т. е. между фундаментальными нишами нет перекрытия), то видовое богатство сообщества зависит от общего занимаемого ими пространства (переменная местообитания) и от среднего размера каждой ниши (видовая переменная).

При данном разнообразии ресурсов широкие ниши приведут к меньшему видовому богатству, чем узкие.

2.1.3. Ниша как спектр использования ресурсов

Ширина (размер) ниши имеет важнейшее значение для теории ниши, поскольку понимание факторов, которые ее контролируют, приведет к более глубокому пониманию причин видového разнообразия. При многомерном подходе ширина ниши определяется как общая сумма всего разнообразия ресурсов, используемых популяцией вида. Для того чтобы измерить ее на этом уровне, необходимо описать все относящиеся к ней параметры и непрерывно оценивать соотношение одновременно используемых ресурсов, что представляется совершенно невыполнимым. Поэтому экологическую нишу все чаще стали отождествлять с распределением активности (спектрами использования ресурсов) вида по всего лишь одной или нескольким из наиболее важных (или наиболее доступных для измерения) осей ниши [5, 26—28]. Таким образом, нишу каждого вида определяют с помощью функции использования одного из ресурсов (распределения активности вида) вдоль его градиента (рис. 2.1). При условии действительной независимости выбран-

ных измерений ниши общее многомерное ее использование можно представить как произведение отдельных одномерных функций использования.

Самые важные из описанных таким образом характеристик ниши — это высота (максимальная интенсивность использования ресурсов или уровень активности) и область, охватываемая кривой использования; последняя может служить несколько ограниченной, но доступной мерой ширины ниши.

2.2. Ширина ниши

Ширина ниши данного вида складывается из двух отдельных компонент [26]. Внутрифенотипическая компонента (ВФК) описывает уровень изменчивости в использовании ресурса отдельными особями, а межфенотипическая компонента (МФК) — изменчивость по этому параметру среди особей всей видовой популяции. Общая ширина ниши $B = \text{ВФК} + \text{МФК}$. Если B на 100 % определяется МФК, вид полиморфен и состоит из специализированных форм; если же B на 100 % определяется ВФК, вид мономорфен и состоит из одних только неспециализированных форм. Совершенно очевидно, что реальные популяции занимают в этом смысле промежуточное положение (рис. 2.3).

Существуют два основных метода для оценки использования ресурса [29]. Первый сводится к простому описанию потребления видом некоего непрерывного ресурса с точки зрения среднего значения (d) и ширины (w — одно стандартное отклонение) кривой использования этого ресурса вдоль его градиента. Большое значение w характеризует широкую нишу. Если значения w справа и слева от среднего его значения различны, то возможны подгонки [29]. Эту меру ширины ниши обычно применяют для оценки использования ресурса на основе морфологической изменчивости какого-либо признака, связанного с

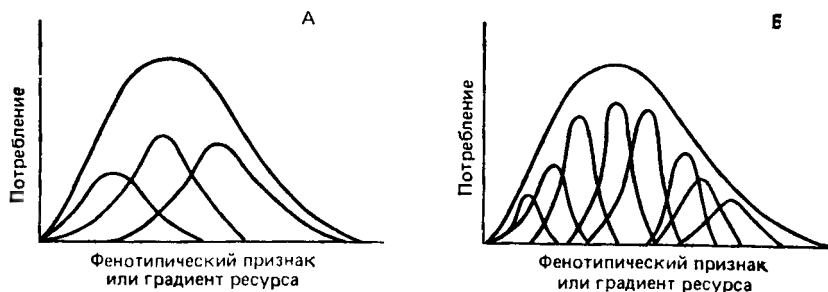


Рис 2.3. Идеализированное представление популяций, различающихся по компонентам ширины ниши [9]. А. Высокая внутрифенотипическая компонента, Б. Высокая межфенотипическая компонента.

его потреблением (например, пищедобывательных структур) [26, 30]. Второй метод не требует непрерывного распределения ресурса; он основан на определении доли использования различных состояний ресурса (например, разных видов-жертв). Для видов с широкой нишей характерно потребление ресурсов, пропорциональное их доступности, тогда как виды с узкой нишей обычно усиленно потребляют лишь некоторые их состояния. Был разработан целый ряд математических индексов, описывающих ширину ниши (см., например, [31, 32]); сравнение наиболее употребительных из них проведено в одном из недавно опубликованных обзоров [33].

Использование таких индексов сопряжено с некоторыми ограничениями. Так, например, поскольку ширина ниши отражает только доступную для вида часть спектра ресурса, трудно сравнивать по ширине ниши видов, использующих различные и неравноценные участки этого спектра. Кроме того, точность измерения ширины ниши зависит от того, насколько объективно эколог определяет имеющиеся ресурсы [33]. Ниши нельзя описывать гладкими кривыми, построенными в системе нескольких простых координатных осей, и наши возможности измерять ниши могут приводить к результатам, весьма далеким от действительного положения вещей.

2.3. Перекрывание ниш

Большинство организмов не обитает в своей потенциальной фундаментальной нише, а вследствие взаимодействий с другими организмами занимает меньшую по размерам реализованную нишу. Главными взаимодействиями обычно считаются хищничество и конкуренция; последняя оказалась связанной с теорией ниши через концепцию перекрывания ниш. Ниши видов, входящих в сообщество, не представляют собой дискретные, не взаимодействующие друг с другом единицы; напротив, виды склонны частично разделять между собой свои фундаментальные ниши, в результате чего на один и тот же ресурс одновременно претендуют две или более видовых популяций. Пользуясь терминологией Хатчинсона, гиперпространства ниш одних видов включают в себя части таких гиперпространств других видов, т. е. перекрываются с ними.

2.3.1. Возможные последствия перекрывания ниш

Если перекрывание очень незначительно или если ресурсы сверхобильны, то виды с перекрывающимися нишами могут сосуществовать в практически раздельных и почти фундаментальных нишах. Если ниши перекрываются в большей степени и имеющиеся в зоне перекрывания ресурсы не в состоянии удов-

летворить потребности видов, то обилие менее приспособленного вида будет ограничиваться в результате его взаимодействия с более приспособленным. В конечном счете в перекрывающихся частях любых двух ниш может произойти конкурентное исключение. Приняв такое допущение, рассмотрим гипотетические последствия перекрывания между нишами двух видов, выраженного в разной степени [9].

I. Две фундаментальные ниши идентичны. В такой весьма маловероятной ситуации вид с более высокой конкурентоспособностью полностью вытеснит другой вид.

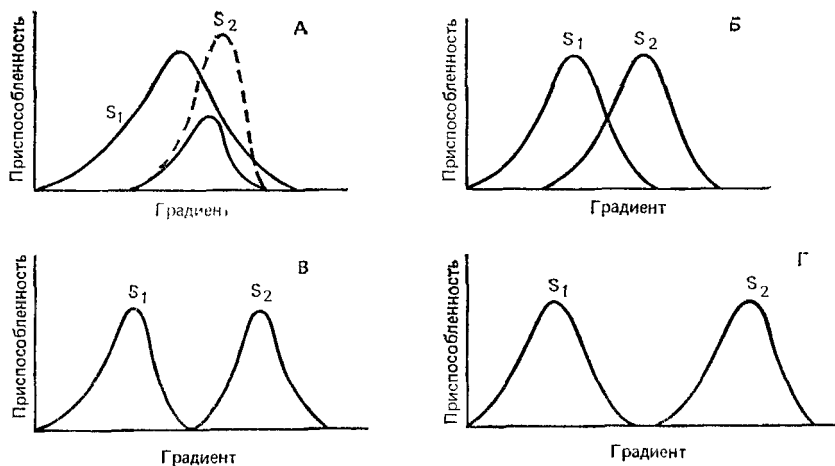


Рис. 2.4. Возможные взаимоотношения между нишами двух видов вдоль одного градиента среды [9]. А. Включение одной ниши в другую. Б. Перекрывающиеся ниши. В. Соприкасающиеся ниши. Г. Разобщенные ниши.

II. Фундаментальная ниша одного вида целиком включена в более обширную нишу другого вида. В этом случае первый вид, если он менее конкурентоспособен, будет вытеснен; если же он более конкурентоспособен, то он вытеснит другой вид из области, за которую происходит конкуренция (рис. 2.4, А).

III. Фундаментальные ниши частично перекрываются. При этом более конкурентоспособный вид занимает область перекрывания и у каждого вида есть собственное, никем не оспариваемое жизненное пространство (рис. 2.4, Б). Поэтому сосуществование теоретически возможно, но оно зависит от того, какую степень перекрывания может выдержать менее конкурентоспособный вид.

IV. Ниши непосредственно примыкают одна к другой (рис. 2.4, В). Прямое конкурентное исключение при этом невоз-

можно, но такое расположение ниш может отражать его результат.

V. Ниши полностью разобщены, так что каждый вид занимает свою фундаментальную нишу (рис. 2.4, Г).

Например, леса в большинстве случаев содержат не 5—7 видов растений, как в описанном выше случае (разд. 2.1.2), а гораздо большее их число. Эти добавочные виды также будут использовать градиент освещенности, вклиниваясь между центральными частями популяций основных видов. Исходя из приведенных выше рассуждений, включение дополнительных видов на этот градиент должно уменьшать ширину ниш уже присутствующих видов и приводить к все более плотной упаковке возрастающего числа видов растений по тому же градиенту освещенности.

2.3.2. Как измерить перекрывание ниш

Нередко высказывалось мнение, что ключом к пониманию взаимодействия видов в сообществе может послужить измерение степени перекрывания ниш двух видов, а не попытки описать ниши всех видов, входящих в данное сообщество [10]. Это перекрывание обычно измеряют на основании данных об использовании таких ресурсов, как пища и микроресурсы (сочетание важных и легко измеряемых факторов). Таким образом, перекрывание ниш описывают как перекрывание в использовании данного ресурса между двумя соседними видами на его градиенте.

Самые простые измерения основаны на разделении функций использования ресурсов; при этом перекрывание описывается следующим отношением, характеризующим разделение ресурсов [29]:

$$\rho_{ij} = d_{ij}/w_{ij}$$

где d_{ij} — разность средних значений использования ресурсов для видов i и j , а w_{ij} — общая ширина кривой использования (одно стандартное отклонение), вычисляемая по формуле

$$w_{ij} = (w_i^2 + w_j^2/2)^{1/2}.$$

Если ρ_{ij} меньше трех, то между двумя видами теоретически должно иметь место некоторое взаимодействие. Должен также существовать некий минимальный уровень разделения ресурсов, ниже которого действует принцип конкурентного исключения (см. гл. 4).

Более сложные измерения основаны на ряде методов, включающих использование процента сходства, критерия χ -квадрат и теории информации. В настоящее время применяется по

крайней мере восемь различных индексов перекрытия ниш, критически рассмотренных в других работах [34—36]. Картины перекрытия ниш между всеми членами данной гильдии или сообщества можно получить с помощью матрицы ресурсов при перекрытии ниш [9]: строят матрицу $m \times n$, указывающую количество каждого из m состояний ресурса, используемых каждым из n разных видов, и на ее основе — матрицу $n \times n$ перекрытия между всеми парами видов.

Можно также оценить совокупное перекрытие по двум или более измерениям ресурсов, с тем чтобы получить некую меру общего перекрытия между видами. В случае независимых ресурсов используется произведение значений перекрытия по отдельным ресурсам; если же ресурсы связаны между собой, то следует суммировать эти значения [35]. Метода, который учитывал бы различные степени независимости между измерениями ресурсов, до сих пор не создано.

При измерении перекрытия между нишами необходимо учитывать, что непрерывные спектры ресурсов не обеспечивают равноценных экологических возможностей на всем своем протяжении. Так, например, мелкая жертва, по всей вероятности, будет более обильна, чем крупная. Возможны также существенные различия в использовании ресурсов между разными весовыми, размерными и возрастными классами данного вида (см., например, [37]). Такие внутривидовые различия необходимо принимать во внимание при сравнении перекрытия ниш нескольких видов (см. также разд. 4.2).

2.3.3. Перекрытие ниш и конкуренция

Значения перекрытия ниш часто приравнивают к коэффициенту конкуренции (α) классических уравнений межвидовой конкуренции Лотки и Вольтерра [5, 10, 36]. Однако такие сравнения чреваты биологическими затруднениями [29], и истинное соотношение между перекрытием ниш и конкуренцией остается неясным.

Как показано на рис. 2.4, одно лишь перекрытие кривых использования ресурсов необязательно ведет к конкуренции. Подобным же образом интенсивность конкуренции необязательно должна зависеть от степени перекрытия ниш [37].

Чем обильнее данный ресурс, тем менее вероятно, что его совместное использование приведет к конкуренции; поэтому не приходится ожидать конкуренции в случае совместного использования какого-нибудь неограниченного ресурса, предоставляемого видам некоторыми местообитаниями (самым ярким примером служит кислород в большинстве наземных систем). Таким образом, зависимость между перекрытием ниш и конкуренцией обуславливается в первую очередь соотношением между

потребностью в данном ресурсе и его количеством в среде, или степенью насыщения среды данным ресурсом. Однако на практике лишь немногие исследователи учитывают доступность ресурса при количественных оценках перекрывания ниш и конкуренции [39]. Кроме того, перекрывание по градиенту одного ресурса может указывать на другие способы разделения ниш (см. гл. 4).

Наконец, высказывалось мнение о существовании обратной зависимости между конкуренцией и перекрыванием ниш [9]; согласно этому мнению, максимально допустимое перекрывание в условиях интенсивной конкуренции должно быть меньше, чем в средах с более низким отношением между потребностями в ресурсе и его наличием. (Такая гипотеза перекрывания ниш обсуждается более подробно в гл. 3.)

2.4. Диффузная конкуренция

Анализ перекрывания ниш привел к другому аспекту теории ниши — диффузной конкуренции. Ниша данного вида обычно перекрывается лишь с ограниченным числом соседних ниш

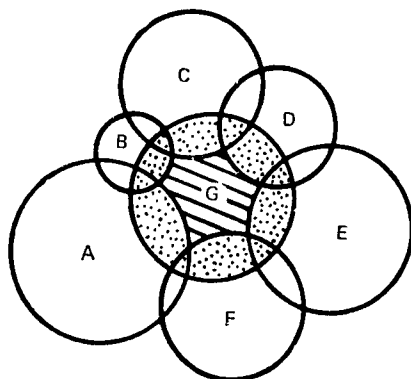


Рис 2.5. Диффузная конкуренция может сократить фундаментальную нишу вида G (покрытая точками и заштрихованная область) до его реализованной ниши (только заштрихованная область).

вдоль градиента одного ресурса; однако по мере того как мы начинаем одновременно изучать все большее и большее число факторов среды, число потенциальных соседей возрастает. Поэтому, хотя попарное перекрывание ниш может быть невелико, суммарный эффект такой диффузной конкуренции может сильно сокращать величину реализованной ниши — иногда даже до такой степени, что она становится слишком мала для поддержания жизнеспособной популяции (рис. 2.5). В результате вид может оказаться «выпихнутым» группой других видов.

Число потенциальных ниш в данном сообществе можно, таким образом, рассматривать в зависимости от того, в какой степени развитие этого сообщества приводит к разделению частично перекрывающихся ниш при данном экологическом режиме [39]. В терминах простой модели «шаров и ящика» это означает, что объем каждого шара можно уменьшить, втискивая в ящик все новые и новые шары. Число шаров, которое можно упаковать таким образом в имеющееся пространство, зависит от их упругости или податливости.

2.5. Динамика ниши

Наша способность представлять себе и изучать нишу какого-либо организма и ее взаимодействия с нишами других организмов, несомненно, ограничена свойством ниш изменяться как во времени, так и в пространстве, вместе с изменениями физической и биотической среды (например, ниша может изменять свое местоположение во всем пространстве ниш).

Временные изменения могут быть краткосрочными, т. е. укладываться в период жизни одной особи или нескольких поколений (экологическая шкала времени). Особенно характерны такие изменения для организмов, претерпевающих в процессе развития ту или иную форму метаморфоза: насекомых с полным превращением, планктонных и прикрепленных ракообразных, большинства водных насекомых, амфибий и т. п. Такие организмы занимают в разные периоды своего жизненного цикла совершенно разобщенные ниши [9]. Для других организмов, например насекомых с неполным превращением или хищников, переходящих по мере своего роста на питание все более крупной жертвой, характерно более постепенное и непрерывное изменение ниши. Изменения ниши, несомненно, происходили также в эволюционных масштабах времени, когда возникновение новых адаптивных зон открывало возможности для их освоения путем эволюции и адаптивной радиации.

В меньших масштабах величина или ширина реализованной ниши может изменяться в результате реакций данного вида или его конкурентов на изменения запасов ресурсов или на активность этих ресурсов. Такие изменения предсказывает теория оптимального фуражирования, в основе которой лежит мысль о том, что отдельные потребители должны максимизировать свою индивидуальную приспособленность (обычно путем максимизации чистого энергетического выигрыша) своим поведением, связанным с добыванием пищи (см., например, [40]). Наконец, весьма вероятны суточные и сезонные ритмы смещений пространства ниш данного сообщества, так что взаимосвязи каждого входящего в сообщество вида с остальными видами

также должны непрерывно изменяться. Возвращаясь к упоминавшейся выше простой модели сообщества, изменяться могут не только форма и величина «шаров» и их расположение в «ящике», но также емкость и форма самого «ящика». Именно эти динамические свойства ниши настолько затрудняют ее измерение, что мы в лучшем случае можем получить лишь разрозненные данные, указывающие на относительную ширину и перекрывание ниш в пределах сообществ, а затем с их помощью разбираться в сложностях организации сообществ в целом.

2.6. Ниша — свойство вида или сообщества?

Ниши и организмы образуют комплементарные пары. Согласно одной точке зрения, подчеркивающей роль самого организма в создании и определении собственной среды обитания, ниша порождается тем, кто ее занимает [19]. Подобный взгляд частично приемлем, если иметь в виду постройку таких сооружений, как гнезда, термитники, плотины бобров и т. п., поскольку эти сооружения изменяют среду и образуют часть ниши организма, хотя и не всю ее. Согласно альтернативной точке зрения, ниша представляет собой свойство данного сообщества и вне этого сообщества лишена смысла [39]. Это подразумевает, что ниши создаются абиотическими и биотическими компонентами экосистемы, т. е. предусуществуют и заполняются в результате адаптации видов на протяжении некоторого периода эволюционного изменения. Поэтому следует ожидать, что в экосистемах со сходными условиями среды сообщества должны быть построены сходным образом и содержать одну или несколько в основном идентичных ниш. Адаптации популяций, занимающих такие ниши в этих независимо сложившихся сообществах, также должны быть сходными, даже если сами виды совершенно неродственны между собой. Это явление носит название экологической эквивалентности или конвергентной эволюции, и его существование служит доводом в пользу того, что ниша порождается сообществом.

Существование типов местообитаний, которые можно сгруппировать в биомы, подразумевает некую форму конвергенции сообществ. В частности, суккуленты представлены в пустынях США кактусами, экологически почти идентичными растениям из семейства молочайных (*Euphorbiaceae*), распространенным в пустынях Южной Африки [39]. Результаты конвергентной эволюции обнаружены также среди пустынных ящериц. В пустынях Северной Америки и Австралии обитает по одному виду покровительственно окрашенных рогатых ящериц, специализированных к питанию муравьями, по одному виду ящериц, имеющих средние размеры и питающихся другими ящерицами, и по од-

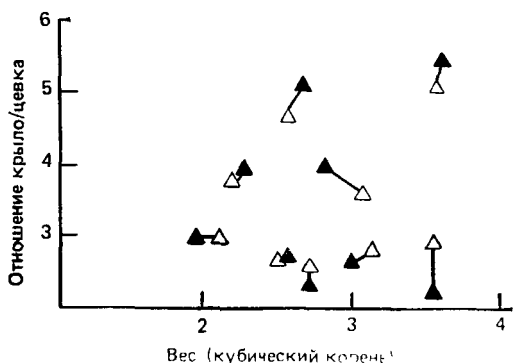


Рис. 2.6. Сходство морфологических признаков у экологически равноценных видов птиц в Панаме (черные треугольники) и Либерии (белые треугольники) [43].

ному виду длинноногих ящериц, обитающих на открытых пространствах между растениями. Точно так же конвергентные пары имеются в Африке и Австралии, в частности среди ящериц, обитающих под землей [41]. Много экологически равноценных видов известно у птиц, например, для отдельных видов Средиземноморской области можно найти экологические и морфологические эквиваленты на трех континентах [42]; подобным же образом в Панаме и Либерии обнаружено девять пар экологически эквивалентных видов (рис. 2.6).

Для того чтобы два неродственных друг другу вида в процессе эволюции достигли почти полной идентичности, ниши, к которым они адаптировались, также должны быть почти одинаковыми. Если считать нишу свойством видовой популяции, то такая идентичность невозможна. Подобное заключение подтверждается также сменой видов на островах при постоянном видовом богатстве (см. гл. 7).

Однако среди относительно крупных гильдий или сходных гильдий с неравным числом видов таких точных соответствий, по-видимому, обнаружить не удастся; у них наблюдаются замещения трех видов двумя, пяти видов — тремя или еще более сложные отношения [43]. Это позволяет предполагать, что в подобных ситуациях наблюдаемые ниши являются скорее свойством занимающих ее видов.

Следует ли считать нишу свойством вида или сообщества? Создается впечатление, что определенное экологическое пространство ниш создается физическими и биотическими компонентами экосистемы, т. е. это свойство сообщества в целом. Это пространство в двух сходных насыщенных экосистемах может быть поделено между входящими в них видами по совер-

шенно одинаковой схеме, что приведет к экологической эквивалентности — на этом уровне ниша представляется свойством сообщества. Сложные соотношения при замещениях видов в двух сходных экосистемах могут быть обусловлены историческими факторами, таксономическими преградами, препятствующими конвергенции, или различиями в состоянии ресурсов. Это должно оказывать влияние на число, свойства имеющихся видов и на вероятность их эквивалентности. Поэтому ниши, наблюдаемые в одном или в обоих таких сообществах, могут в большей степени представлять собой свойство входящих в данные экосистемы видов.

2.7. Краткое содержание главы

Сообщество можно представить себе как обширное n -мерное гиперпространство, в пределах которого каждая видовая популяция эволюционирует в таком направлении, чтобы соответствовать своей собственной части этого пространства. Ниша данного вида определяется его положением и его реакцией на факторы гиперпространства данного сообщества. Каждый вид занимает, таким образом, неясно очерченное диффузное пространство, которое отличается от пространств, занимаемых другими видами сообщества, но может перекрываться с ними. Размеры этих ниш и их местоположение, по-видимому, изменяются как в экологическом, так и в эволюционном масштабах времени.

Полный потенциал генотипа данной видовой популяции с учетом всех экологических факторов получил название ее экотенциала [294]. Распространение и обилие видов определяются в конечном счете их устойчивостью к экстремальным значениям физических условий (фундаментальная ниша), но, кроме того, диапазон местообитаний отдельных видов и величина их популяций ограничиваются взаимодействиями с другими организмами (реализованная ниша). Следовательно, если сообщества организованы на основе таких взаимодействий, то характер и уровень их организации должны отражаться в различиях между реализованной и фундаментальной нишами по величине и форме. Конкуренция и хищничество — два главных способа взаимодействия между видами, влияющие на эти различия. В нескольких следующих главах будут рассмотрены данные об этих взаимодействиях и их влиянии на величину ниш, упаковку видов, видовое богатство и организацию сообщества.

ГЛАВА 3

Конкуренция и ниша; воздействие конкуренции на ширину ниши

По определению конкуренция происходит в тех случаях, когда взаимодействие между двумя или несколькими особями или популяциями оказывает неблагоприятное влияние на рост, выживаемость, приспособленность каждой особи и (или) величину каждой популяции; в типичном случае это происходит при недостатке какого-либо необходимого им всем ресурса. Эти взаимодействия могут быть прямыми (интерференция, территориальные отношения и т. п.) или косвенными (совместное использование какого-либо ограниченного ресурса). Конкуренция может происходить между представителями одного вида (внутривидовая конкуренция) или разных видов (межвидовая конкуренция), причем как та, так и другая имеют важные последствия для сообщества. Согласно широко распространенному мнению, конкуренция, в особенности межвидовая, — это в сущности главный механизм возникновения экологического разнообразия [8, 44, 45]. Гипотеза о роли конкуренции состоит в следующем. Конкуренция оказывает неблагоприятные воздействия на все виды, использующие один и тот же и притом ограниченный ресурс в одно и то же время и в одном и том же месте (что потенциально ведет к конкурентному исключению некоторых видов). Поэтому каждой видовой популяции выгодно оградить себя от конкуренции с другими видами. Естественный отбор будет благоприятствовать особям, занимающим недоступные для других участки в пространстве ниш, и тем самым вести к уменьшению перекрывания в потреблении ресурсов и к увеличению разнообразия ниш видовых популяций. Таким образом, конкуренция влияет на величину реализованной ниши, а эта величина в свою очередь представляет собой один из факторов, влияющих на видовое богатство сообщества.

3.1. Теоретические представления о воздействии конкуренции на видовую нишу

Из сказанного выше следует, что внутривидовая и межвидовая конкуренции, по всей вероятности, оказывают различное воздействие на ширину ниши. Следующий упрощенный теоретический анализ позволяет получить гипотезы, поддающиеся практической проверке. Изучая эти гипотезы в полевых и лабораторных условиях, можно оценить истинную роль конкуренции как организующего фактора сообщества.

3.1.1. Внутривидовая конкуренция

В тех случаях, к которым применима нормальная функция использования (рис. 2.1), имеющиеся ресурсы потребляются особями вида не в одинаковой степени. Те особи, которые используют данный ресурс в краевых, но зато менее оспариваемых точках его градиента, часто будут обладать более высокой индивидуальной приспособленностью, чем особи, использующие

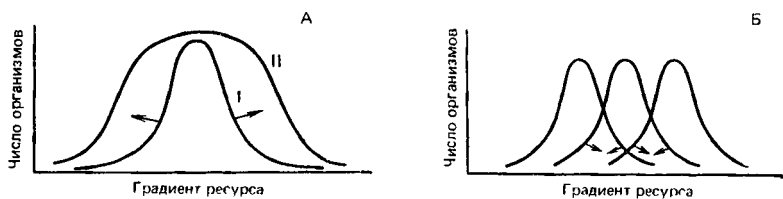


Рис. 3.1. Изменения ширины ниши в условиях конкуренции [46]. А Внутривидовая конкуренция — кривые потребления при низкой (I) и высокой (II) плотности популяции Б Межвидовая конкуренция Стрелки указывают направление изменений

этот ресурс в зоне его оптимума, где конкуренция особенно велика (46). Поэтому принцип равных возможностей предсказывает, что поведение отдельной особи должно вести к стабилизации уровня внутривидовой конкуренции путем уравнивания соотношения между потребностью в ресурсе и его наличием вдоль всего его градиента [29].

В период роста популяции первые особи будут использовать оптимальные ресурсы, но с увеличением ее плотности преимущества этих особей снижаются за счет повышения внутривидовой конкуренции. Это может благоприятствовать отклоняющимся особям, использующим не самые оптимальные, но менее оспариваемые ресурсы, что увеличит разнообразие ресурсов и местообитаний, освоенных данной видовой популяцией в целом (рис. 3.1, А). Понижение доступности самих ресурсов окажет такое же предсказуемое воздействие на ширину ниши. Теория оптимального фуражирования, основанная на энергетике и

индивидуальной приспособленности, предусматривает расширение кормового спектра и диапазона используемых кормовых территорий при снижении запасов или качества ресурсов [40, 47—49].

Таким образом, внутривидовая конкуренция способствует расширению ниши в результате увеличения ее внутривидовой (поведенческая или физиологическая гибкость), или межвидовой (различия между особями) компонент. Изменения последней компоненты предсказываются в более прямой форме гипотезой изменчивости ниши [30]. Согласно этой гипотезе, при ослаблении межвидовой, а значит, повышении внутривидовой конкуренции, увеличение разнообразия ресурсов, в отношении которых возможна специализация, может привести к большей фенотипической изменчивости в пределах видовой популяции.

3.1.2. Межвидовая конкуренция

Предполагается, что межвидовая конкуренция ограничивает спектр ресурсов, потребляемых данным видом [27, 50]. Особи одного вида, используя краевые ресурсы, по-видимому, не могут использовать их так же эффективно, как представители других видов, для которых эти ресурсы почти оптимальны. Область перекрывания между нишами при этом уменьшится, так что по мере специализации ниш они станут уже (рис. 3.1, Б). Размеры популяций одного или обоих конкурирующих видов, вероятно, также будут уменьшаться. Здесь применима гипотеза диффузной конкуренции.

Теория оптимального фуражирования дает менее точные предсказания. В тех случаях, когда конкурирующий вид избирательно снижает доступность определенного типа пищи или размеры кормовой территории, следует ожидать возникновения более специализированного кормового спектра. И напротив, когда конкурент одинаково сокращает доступность всех типов пищи и размеры кормовых территорий, предполагается расширение кормового спектра (числа видов-жертв) [40]. Пианка [27] в своей гипотезе перекрывания ниш на основании формальных рассуждений постулировал обратную зависимость между интенсивностью конкуренции и степенью перекрывания ниш между парами видов. Когда потребность в ресурсах низка по сравнению с их наличием, потенциальные конкуренты могут выдержать относительно высокую степень перекрывания используемых ресурсов, не доводя конкуренцию до критических уровней. Если же отношение между потребностью в ресурсе и его наличием велико, то устойчивость к перекрыванию ниш должна быть ниже. Таким образом, предполагается большее разделение ниш при возрастании видового разнообразия, при кото-

ром предположительно происходит пропорциональное сокращение реализованных ниш взаимодействующих видов в результате межвидовой конкуренции.

3.2. Критерии для выявления конкуренции в полевых условиях

Важное значение потенциальной возможности конкуренции как организующего фактора в сообществах было продемонстрировано в результате теоретического и экспериментального изучения конкурентных взаимодействий. Эти проблемы рассмотрены в недавних публикациях [51, 52, 295]. Несмотря на то что конкуренции отводится важнейшее место во многих концепциях, связанных с экологией сообществ, ее изучение в природных экосистемах оказалось чрезвычайно трудной задачей. (Это, вероятно, объясняется тем, что конкуренция — слишком мощный фактор, и лишь в редких случаях удается выявить взаимодействия, ведущие к исключению.) Для преодоления этой трудности был выработан ряд критериев, позволяющих установить наличие или отсутствие конкуренции [53]: 1) сравнительное распространение и (или) относительное обилие двух потенциально конкурирующих видов должно быть объяснимо с учетом конкуренции между ними; 2) следует убедиться, что конкурирующие виды используют один и тот же ресурс; 3) поведение отдельного вида в природе должно свидетельствовать о наличии внутривидовой конкуренции; 4) результаты экспериментальных воздействий на ресурсы и конкурирующие виды должны быть предсказуемы на основе гипотезы о роли конкуренции.

Лишь очень немногие исследования, хотя бы приближительно, удовлетворяют всем этим критериям, однако в последующих разделах будут рассмотрены данные, демонстрирующие воздействие конкуренции на структуру сообщества и ее значение для этой структуры.

3.3. Результаты внутривидовой конкуренции, наблюдаемые в природе

Эти результаты легко наблюдать у растений: крупные экземпляры оказывают друг на друга более сильное влияние, чем мелкие, что иногда ведет к изменениям пространственного распределения растений с увеличением их возраста. Так, например, размещение по территории двух пустынных кустарников, *Ambrosia dumosa* и *Larrea tridentata*, по мере увеличения их размеров переходит от скученного к случайному, а затем к равномерному [54]. Это объясняют явлением самоизреживания,

которое вызывается конкуренцией за лимитирующие питательные вещества или за воду, возникающей с увеличением перекрытия корневых систем. Для того чтобы эти особенности распределения были отчетливо выражены, необходимо полное отсутствие естественного возобновления или ежегодное приживание лишь немногих проростков. У некоторых прикрепленных животных, обитающих в приливно-отливной зоне, наблюдается такое же воздействие внутривидовой конкуренции: расстояние до ближайшего соседа возрастает с увеличением суммы размеров соседних особей [55]. На влияние внутривидовой конкуренции указывают также отмечаемые при популяционных исследованиях «буферные эффекты», когда территориальные животные при высоких плотностях популяции используют крайние местообитания [46].

3.3.1. Экологическое или конкурентное высвобождение

На островах обычно обитает меньше видов, чем в сравнимых с ними по условиям материковых системах, в результате чего потенциальный диапазон ресурсов на них шире. Это приводит к хорошо изученному явлению конкурентного высвобождения. Так, например, у островных птиц часто наблюдается увеличение вертикального распространения, типов местообитаний, кормового спектра, кормовой территории, способов добывания пищи [45], а также полового диморфизма [56] по сравнению с материковыми популяциями тех же видов. В «островных» местообитаниях на континенте, в частности на изолированных горных массивах, можно наблюдать аналогичные примеры (рис. 3.2). В материковых областях, где близкие по требованиям конкуренты естественным образом отсутствуют, у мелких млекопитающих [58], птиц [42, 59] и равноногих рачков, обитающих в эстуариях [60], также отмечается расширение спектра место-

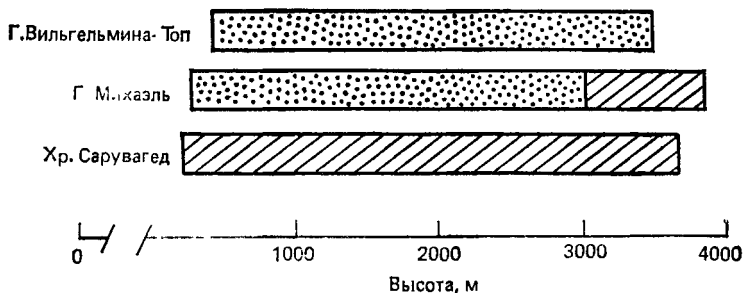


Рис. 3.2 Вертикальное распространение медососов на трех горных массивах Новой Гвинеи, демонстрирующее конкурентное высвобождение каждого вида в отсутствие другого. Заштрихованные отрезки — *Ptiloprora peristriata*, покрытые точками — *P. guisei* [57].

обитаний и (или) типов корма. Другие примеры подробно описаны Горменом [61].

В конечном итоге конкурентное высвобождение видов может привести к адаптивной радиации и конвергентной эволюции. В этом можно убедиться на примере вьюрков рода *Geospiza* с островов Галапагос, австралийских сумчатых аналогов плацентарных собак, кошек, оленей, мышей и т. п. и радиации трав и кустарников, у которых на многих островах появились «древовидные» родичи [45].

3.3.2. Компенсация плотностью

Если биота какого-нибудь местообитания относительно не заполнена (как, например, на отдаленных островах), то составляющим ее видам доступны дополнительные ресурсы, используемые обычно видами, которые в данном месте отсутствуют; в таких случаях плотности имеющихся видов могут возрастать за счет расширения ниш вдоль пищевой оси. Это приведет к тому, что в двух областях с различным числом видов суммарная плотность особей будет одинакова. Коуди [42] показал зависимость между плотностью пар птиц на единицу площади (D) и числом видов (S) в насыщенных видами местообитаниях, которая описывается равенством:

$$D = 0,31S$$

Если какой-либо вид, который обычно встречается в данном местообитании, отсутствует, то возможно отсутствие компенсации, частичная или полная компенсация в зависимости от эффективности использования свободных ресурсов остальными видами. В природе можно найти примеры всех трех ситуаций. Полная компенсация плотностью обнаружена для птиц на Бермудских островах [42] и на небольших островах в шведских озерах [62], а также в ассамблеях мелких млекопитающих [58]. В отличие от этого в ассамблеях птиц, обитающих на островах, окружающих Новую Гвинею, компенсации не обнаружено или она очень невелика [57]. В других исследованиях была продемонстрирована частичная компенсация у птиц [63], муравьев и пустынных грызунов [58, 64]. Компенсация плотности, по-видимому, легче всего выявляется в исключительно бедных или исключительно богатых местообитаниях.

Рассматривалась также возможность компенсации плотностью у растений [65].

3.3.3. Гипотеза изменчивости ниши Ван Валена

Как показали работы Ван Валена [30], изменчивость ширины клюва у островных птиц выше, чем в материковых популяциях. Он пришел к заключению, что между шириной ниши и морфо-

логической или генетической изменчивостью существует прямая зависимость. Данные, подтверждающие эту гипотезу, одновременно служат существенными доводами в пользу влияния внутривидовой конкуренции на ширину ниши, поскольку увеличение морфологической изменчивости может быть непосредственной причиной конкурентного высвобождения.

Прямые доказательства этой гипотезы дали исследования на разных видах дрозофилы [67, 69] и на славковых птицах, обитающих в кронах деревьев [68]. Усиление полового диморфизма у упоминавшихся выше островных птиц также служит примером повышения как морфологической изменчивости, так и ширины ниши в условиях пониженной конкуренции. Косвенные доказательства получены в исследованиях ассамблей летучих мышей [66], муравьев [51] и гильдий игуан рода *Anolis* [26].

В противовес этой гипотезе чаще всего приводят данные о том, что среди птиц некоторые эврифаги (с широким кормовым спектром) не более изменчивы, чем стенофаги (с узким кормовым спектром) [70]. Однако у видов-эврифагов может быть крупной либо межфенотипическая, либо внутрифенотипическая компонента ниши [71]. Повышения внутривидовой изменчивости можно ожидать лишь в первом случае. В этом и других исследованиях, в которых обнаружено экологическое высвобождение без соответствующего повышения морфологической изменчивости вида (см., например, [63]), не учитывается поведенческая специализация или гибкость популяции, которые, возможно, составляют главную основу конкурентного высвобождения.

3.4. Результаты межвидовой конкуренции, наблюдаемые в природе

Эти результаты изучались с разных точек зрения. К числу наиболее эффективных исследований относятся попытки продемонстрировать конкурентное исключение в природе. В других работах изучались изменения ниши вида при взаимодействии его с конкурентом (сдвиги ниши и смещение признаков). Изменения видового состава и величины ниш при изменении запасов ресурсов в данном местообитании также свидетельствуют о конкуренции. И наконец, еще один подход к проблеме дает проверка гипотезы перекрывания ниш.

Обзор Шёнера [296], рассмотревшего более 150 экспериментальных исследований межвидовой конкуренции в полевых условиях, показал, что конкуренция наблюдалась в 90 % проведенных экспериментов и среди 76 % изученных видов (равное число водных и наземных растений и животных). В аналогичном обзоре Коннелла [297] цифры несколько ниже, но количе-

ство рассмотренных в нем данных было значительно меньше, а критерии, использованные при отборе «подходящих» исследований, были гораздо строже и более субъективны. Как показали оба этих обзора, не во всех работах, отмечающих наличие конкуренции, она наблюдается между всеми видами, во всех местах и во всякое время, однако теория конкуренции и не предсказывает этого [296, 298].

3.4.1. Демонстрация конкурентного исключения

Было использовано три подхода: 1) наблюдения над «экспериментами», поставленными природой; 2) вмешательство в природные сообщества; 3) следствия, вытекающие из различий в распространении видов.

1. Примеры конкурентного исключения, происходящего в природе, легче всего найти среди организмов, ведущих сидячий образ жизни. Так, конкуренция за пространство между колониями разных видов мшанок ведет к нарастанию их друг на друга, которое обычно завершается гибелью колонии, оказавшейся снизу. Этот процесс может идти тремя способами (рис. 3.3), причем встречаются явные доминанты нарастания. Естественные изменения условий среды также могут приводить к конкурентному исключению. Популяционные исследования на рыбах [73] показали, что при изменениях местообитания, связанных с процессами сукцессии в озерах, плотва (*Rutilus rutilus*) вытесняет красноперку (*Scardinius erythrophthalmus*) и окуня (*Perca fluviatilis*). Предполагают, что причина этого — более высокая конкурентоспособность плотвы в то время, когда все три вида находятся на стадии мальков (в это время их кормовые спектры перекрываются). Сукцессия морских и пресноводных планктонных видов на протяжении года может быть обусловлена изменением сезонных условий, отражающимся на относительной конкурентоспособности этих видов.

Широко распространено конкурентное исключение местных форм видами, интродуцированными человеком. Интродукция сига (*Coregonus* spp.) в Швеции в XIX и XX вв. обычно приводила к исчезновению гольца (*Salvelinus alpinus*) из многих водоемов, где он обитал прежде [50]. Много данных по

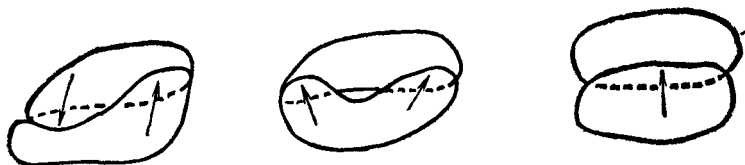


Рис. 3.3. Конкурентное исключение у мшанок. Стрелками показано направление нарастания [72].

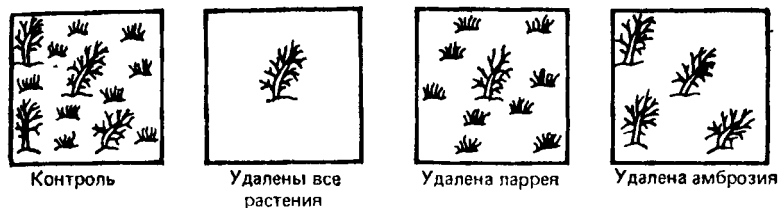


Рис. 3.4. Схема экспериментов с вмешательством в природное сообщество для исследования взаимодействий между двумя кодоминантными пустынными кустарниками — ларреей (*Larrea tridentata*) и амброзией (*Ambrosia dumosa*). В изображенном варианте изучалась реакция ларреи; аналогичные опыты проводились с амброзией [76].

конкурентному исключению в растительных ассамблеях приводят Харпер [75] и Тилмен [295].

Хорошо известным примером служит распространение серой белки (*Sciurus carolinensis*) в Великобритании за счет исчезновения местной обыкновенной белки (*S. vulgaris*). Однако эта ситуация несколько сложнее, чем кажется на первый взгляд, и на этом примере выявляются трудности, связанные с доказательством наличия конкурентного исключения. У обыкновенной белки сильные колебания численности (возможно, вследствие какого-то заболевания), по-видимому, происходили еще до интродукции серой белки, и плотность ее понизилась до начала массового распространения последней [82]. С тех пор в областях, где серая белка взяла верх, численность обыкновенной белки так и не восстановилась, и ее ареал продолжал сокращаться по мере расширения ареала серой начиная с тридцатых годов. Кормовой спектр этих двух видов действительно сильно перекрывается [51], однако между ними, по-видимому, существуют некоторые различия в отношении местообитаний, потому что обыкновенная белка дольше сохраняется в хвойных насаждениях, тогда как серая оказывает известное предпочтение листопадным лесам. Были зарегистрированы также непосредственные схватки, уничтожение детенышей обыкновенной белки серыми белками и избегание взрослыми особями обыкновенной белки взрослых особей серой белки [82]. Это свидетельствует о возможности интерференционной конкуренции между обыкновенной и более крупной серой белками, однако все еще нет единого мнения о том, можно ли считать такую конкуренцию непосредственной причиной продолжающегося замещения одного из этих видов другим.

2. Эксперименты с вмешательством в сообщество проводились на искусственных и природных ассамблеях растений. Хорошим примером применяемых при этом методов могут служить четыре типа воздействий, использованных для изучения взаимо-

отношений между двумя кодоминантными пустынными кустарниками *Larrea tridentata* и *Ambrosia dumosa* (рис. 3.4). Среди произраставших в исследуемой области растений явно наблюдались интерференционные аллелопатические взаимодействия (непосредственное подавление одних видов другими путем выделения токсичных веществ) и конкуренция за воду. Экспериментальное удаление отдельных видов растений на сенокосных лугах показало, что развитие злаков ограничено одним или несколькими видами двудольных растений, а озимых трав — по

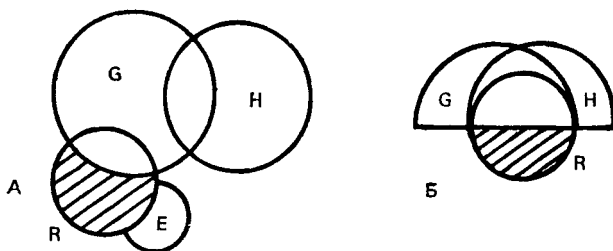


Рис. 3.5. Соотношения между нишами *Rumex acetosa* (A) и *R. acetosella* (B) и нишами других членов луговой ассамблеи. На обеих схемах фундаментальные ниши злаков (G) и всех видов травянистых растений (H), за исключением видов *Rumex*, изображены как перекрывающиеся области. Фундаментальные ниши *Rumex* (R) показаны окружностями, а реализованные — заштрихованы. Буквой Е обозначена та часть фундаментальной ниши *R. acetosa*, которая использовалась этим видом только после удаления злаков [78].

крайней мере одним многолетним видом [77]. Однако избирательное удаление из луговых сообществ конкурентов двух видов щавеля, *Rumex acetosa* и *R. acetosella*, дает более сложную картину соотношений между нишами этих и других членов лугового сообщества (рис. 3.5). Сходные примеры конкурентного исключения были обнаружены и в экспериментах с другими видами *Rumex* [79].

В нескольких экспериментах с вмешательством в природные сообщества было показано конкурентное исключение для ассамблей мелких млекопитающих [80], гильдий саламандр рода *Plethodon* [81] и ассамблей муравьев и грызунов [64]. Аналогичные эксперименты с популяциями плоских червей, морских звезд, морских желудей, блюдечек и воробьев дали сходные результаты [51, 54, 83, 296].

3. О наличии межвидовой конкуренции судили по отрицательным корреляциям видовых ареалов. Подобные взаимоотношения могут приводить к так называемому «шахматному» распространению, при котором два конкурирующих вида занимают, например, соседние острова или участки суши, взаимно исключая на них друг друга без каких-либо географических

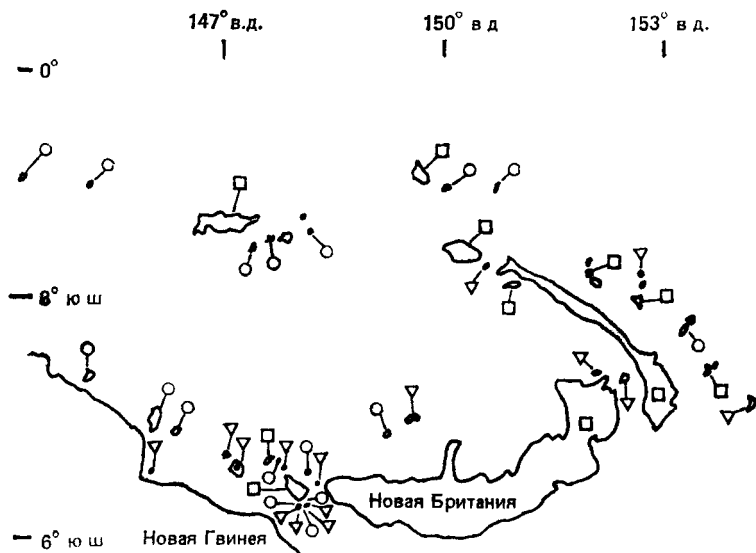


Рис 3.6 Шахматное распределение двух видов *Pachycephala* в районе архипелага Бисмарка. Квадратики — *P. pectoralis*, треугольнички — *R. melanura dahli*, кружки — отсутствуют оба вида [213].

закономерностей (рис. 3.6). Такое распределение может наблюдаться и в случае неродственных таксономических групп, как показывают реципрокные изменения биомассы игуан рода *Anolis* и насекомоядных птиц, конкурирующих за жертву [84].

В гильдиях мелких грызунов часто описывалось пространственное разделение видов, имеющее меньшие масштабы и не основанное на особенностях местообитания. Межвидовая конкуренция за пространство в форме территориальных отношений ведет к неперекрывающемуся распространению в случае двух видов или к снижению перекрытия в случае многовидовых систем [80, 85]. Полагают также, что защита территории от представителей других видов приводит к равномерному удалению друг от друга колоний пустынных муравьев-жнецов разных видов [64].

3.4.2. Сдвиги ниши

Принято считать, что описанное выше пространственное распределение регулируется конкуренцией, поскольку виды, о которых идет речь, в симпатрических зонах (где их области распространения перекрываются) могут занимать местообитания, из которых они взаимно исключают друг друга, но в отсутствие другого вида (аллопатрия) используют более широкий диапа-

зон местообитаний. Например, диапазон вертикального распространения обитающей в приливно-отливной зоне эпифитной мшанки *Alcyonidium hirsutum* на водорослях *Fucus serratus* достигает максимума в отсутствие ее потенциальных конкурентов за пространство (двух других видов мшанок). В присутствии же одного или обоих конкурентов этот диапазон сокращается [46]. Подобным же образом во многих ассамблеях растений средняя ширина ниши находится в обратной зависимости

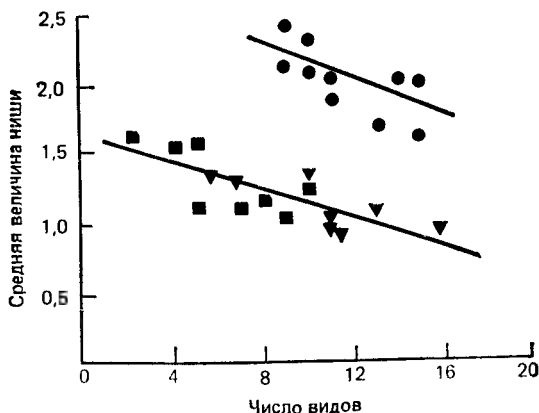


Рис. 3.7. Зависимость между средней величиной ниши и числом видов в выборках из зарослей пустынных кустарников (квадратики), злаковников (треугольнички) и смешанного леса (кружки) [6].

от числа входящих в них видов (рис. 3.7). Изменение ширины ниши в присутствии потенциальных конкурентов получило название сдвига ниши.

Конкурентное высвобождение видов в изолированных местообитаниях приводит к обратному сдвигу ниши, т. е. к расширению реализованной ниши в сторону фундаментальной в отсутствие материковых конкурентов. Экологическая литература богата примерами сдвига ниши в местообитаниях других типов; эти примеры касаются главным образом животных. Один из ярких примеров такого типа представлен на рис. 3.8. К числу других интересных примеров относятся сдвиги кормовой ниши у шмелей, принадлежащих к одному и тому же роду [87], сдвиги вертикального распределения [88] и занимаемых микро-местообитаний [89] в гильдиях хвостатых амфибий, сдвиги местообитаний у игуан рода *Anolis* [90], пространственные и временные сдвиги ниш при взаимодействии между прерийными полевыми мышами (*Microtus ochrogaster*) и хлопковыми крысами [59] и временные сдвиги ниш при конкуренции между такими таксономически далекими группами, как колибри и бабочки [91].

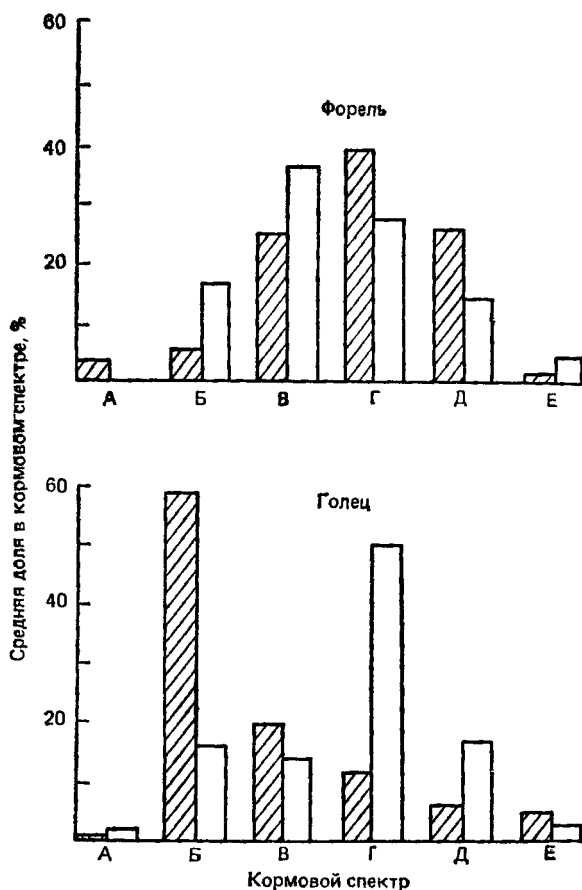


Рис. 38. Пример сдвига кормового спектра у гольца (*Salvelinus alpinus*) и форели (*Salmo trutta*) в шведских озерах. А — рыба; Б — мелкие ракообразные; В — крупные ракообразные и моллюски; Г — личинки насекомых; Д — наземные насекомые; Е — прочие виды. Заштрихованные столбики — кормовой спектр при симпатрии; белые столбики — кормовой спектр при аллопатрии [50].

Многие из этих примеров касаются систем, состоящих всего из двух видов, однако, как уже говорилось выше, диффузная конкуренция между несколькими видами — весьма важный фактор. Имеются данные, свидетельствующие о сдвигах ниш в условиях именно такой конкуренции (см., например, [45]).

В ряде работ [45, 51, 85, 296] можно найти другие примеры сдвига ниш, полученные в результате полевых наблюдений и экспериментального вмешательства.

3.4.3. Смещение признаков

Смещение признаков — механизм, связанный с описанным выше экологическим сдвигом ниш. Его можно определить как процесс изменения состояния морфологических, поведенческих или физиологических признаков данного вида под действием естественного отбора, вызванного присутствием в той же среде одного или нескольких экологически сходных видов [92]. Описаны примеры смещения признаков у видов, очень сходных друг с другом в условиях аллопатрии, но различающихся по какому-либо признаку при симпатрии. Так, например, изменения размеров ротовых частей могут привести к различиям в размерах потребляемой жертвы, что в свою очередь приводит к снижению конкуренции и делает возможным сосуществование.

Чтобы обнаружить смещение признаков, следует допустить, что данный вид возник в условиях аллопатрии. Кроме того, утверждать, что смещение признака в самом деле имело место, можно только после сравнения с предполагаемым состоянием признака в области симпатрии при отсутствии конкурента. В своем критическом обзоре Грант [92] приходит к выводу, что имеется достаточно данных в пользу смещения поведенческих и физиологических признаков; что же касается смещения морфологических признаков (наиболее распространенный тип), то большинство приводимых данных неубедительно или попросту отражает клинальную изменчивость по данному видовому признаку (изменчивость признаков видовой популяции, зависящая от соответствующего изменения факторов среды внутри некоторой географической области).

После обзора Гранта появилось несколько исследований, давших гораздо более веские доказательства существования смещения признаков. Среди них смещение длины тела (от кончика морды до анального отверстия) у двух видов слепых сцинков (*Typhlosaurus* spp.), связанное с изменением размеров жертвы [93], и смещение общих размеров у двух мелких морских улиток, питающихся донными отложениями (рис. 3.9). Хотя первоначальное мнение, согласно которому смещение общих размеров ведет к различиям в величине выбираемых улитками частей пищи, вызвало возражения [95], дивергенцию размеров трудно объяснить каким-либо иным механизмом, кроме некой формы межвидового взаимодействия. Смещение морфологических признаков продемонстрировано также у других беспозвоночных (см., например, [96, 97, 299]), но с теоретической точки зрения смещение признаков, в основе которого лежат размеры потребляемой пищи, вряд ли будет подтверждено для мелких членистоногих; вместо этого у них предполагается существование градиента конкуренции [98]. При этом указывается, что крупные хищники способны потреблять жертву, размеры

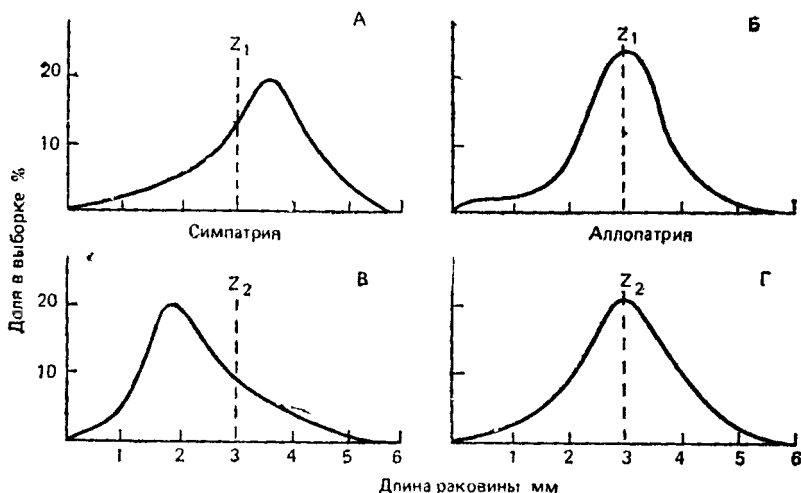


Рис 39 Смещение признака на примере длины раковины морских улиток *Hydrobia ulva* (А и Б) и *H. ventrosa* (В и Г), питающихся детритом [94].

которой делают ее недоступной для более мелких хищников, тогда как обратное гораздо менее вероятно. Возможно, поэтому, что смещение признаков, связанное с размерами пищи, ограничено узким кругом относительно крупных беспозвоночных.

Для того чтобы могло происходить смещение признаков, спектры ресурсов, используемых видами, должны изначально несколько различаться, иначе между этими видами возникнет жестокая конкуренция и один из них будет вытеснен отбором из зоны перекрытия. Это может привести к постоянной аллопатрии, наблюдаемой в случаях «шахматного» распределения. И напротив, ко времени встречи видов друг с другом различия между ними могут оказаться так велики, что установится симпатрия на обширной площади без заметного смещения признаков [92]. Как показывают теоретические модели, значительный сдвиг признаков может происходить лишь в тех случаях, когда фенотипическая изменчивость видов достаточно низка [99]. Это позволяет установить некоторую связь между гипотезой изменчивости ниши и работами, изучающими смещение признаков. И наконец, смещения признаков следует ожидать только в тех случаях, когда в экологии обоих видов доминирующую роль играет всего один ресурс. Если важное значение имеют два или несколько ресурсов, то дифференциальное их использование может устранить необходимость смещения морфологических признаков при симпатрии (см. гл. 4).

3.4.4. Изменения уровней ресурсов

По традиции в основе исследований, демонстрирующих влияние конкуренции на организацию сообщества, лежало сравнение сходных местообитаний, различающихся по степени упаковки видов. Изменения активности видов описываются при этом как реакции на различную интенсивность конкуренции. Более тонкий метод состоит в изучении результатов прямых изменений уровней ресурсов в пределах отдельной гильдии или ассамблеи. Установлено, что конкуренция играет важную роль в тех случаях, когда за снижением количества ресурсов следует уменьшение числа видов и, что еще важнее, если это снижение оказывает наибольшее влияние на виды, испытывающие, по-видимому, наиболее интенсивную конкуренцию. Такие изменения видового состава выявлены в ряде исследований. Так, например, сокращение доступности ресурса (числа микроместообитаний) вдоль географического градиента север — юг сопровождается соответствующим снижением числа видов птиц, обитающих в кронах деревьев [38]. Более того, первыми исчезают при этом виды, особенно сильно страдающие от межвидовой конкуренции, а у видов, меньше всех испытывающих ее воздействие, обнаружены самые разнообразные морфологические структуры, связанные с использованием ресурсов (как предполагает гипотеза изменчивости ниш). Убедительные результаты, полученные при исследовании дарвиновых земляных вьюрков на острове Галапагос [100] и речных рыб тропиков [101], свидетельствуют о снижении числа видов при сезонном уменьшении доступной пищи. Таким же образом, разногодичные изменения кормовых ресурсов сопровождаются происходящим в определенном порядке территориальным вытеснением пустынных зерноядных грызунов [102] и «выпихиванием» некоторых видов гагарок (*Alcidae*) из их обычной кормовой ниши [103].

Чрезмерное внимание, уделяемое периодическим нехваткам пищи, иногда заслоняет другой важный аспект организации сообщества, связанный с иммиграцией менее конкурентоспособных «гастролирующих» видов, появляющихся в сезоны изобилия пищи [63]. Во многих гильдиях птиц и млекопитающих некоторые виды никогда не испытывают длительной нехватки пищи, так как они постоянно переходят из одного местообитания в другое в зависимости от того, где в данный момент ее достаточно. Хорошими примерами служат питающиеся нектаром птицы Тринидада и Тобаго [63], дарвиновы земляные вьюрки [100] и другие островные птицы [85].

3.4.5. Гипотеза перекрывания ниш

Как уже говорилось выше, гипотеза перекрывания ниш предсказывает, что степень разделения ниш в пределах сообщества

возрастает либо с повышением видового разнообразия, либо со снижением уровня ресурсов. Предположительно это сопровождается соответствующим сокращением реализованных ниш входящих в данное сообщество видов в результате конкурентных взаимодействий.

Большое количество данных свидетельствует об уменьшении ширины ниши при сокращении пищевых ресурсов. Например, многие обитающие в тропиках речные рыбы во время относительно бедного кормом сухого периода используют небольшие обособленные пищевые ниши, а во время более продуктивного сезона дождей сменяют их на широкие и сильно перекрывающиеся ниши [101]. Подобным же образом у галапагосских земляных вьюрков среднее число растений, выбираемых каждым видом, снижалось с 11,8 до 4,4 во время бедного пищей сухого периода [100]. Обратная картина — увеличение ширины и перекрывания ниш с увеличением количества жертвы — обнаружена у хищных пиявок сем. *Eirpobdellidae* [105].

В разд. 3.4.2 уже упоминалось о сужении ниши с увеличением видового разнообразия, причем многие конкретные исследования показали, что у растений средняя ширина пространственной ниши находится в обратной зависимости от видового богатства [106].

Предполагаемое уменьшение перекрывания ниш с увеличением видового богатства (ведущего к усилению разделения ниш) было подтверждено для гильдий пустынных ящериц на трех континентах [41, 107], мелких почвенных млекопитающих [106], пустынных грызунов [108], птиц, обитающих в кронах деревьев [68], муравьев [109] и тропических речных рыб [101]. Все эти исследования основаны на попарном сравнении перекрывания ниш.

По вопросу о том, можно ли придавать гипотезе перекрывания ниш всеобщее значение, существуют разногласия [86]. Так, например, в ассамблеях некоторых мелких млекопитающих наблюдается положительная зависимость между перекрыванием ниш и видовым разнообразием, тогда как сама ширина ниши остается при этом неизменной [61]. Возможно, такие ассамблеи ненасыщенны, и общие для нескольких видов ресурсы (в приведенном выше примере — пространство) не относятся к лимитирующим [106]. В подобных случаях может происходить включение дополнительных видов за счет усиления перекрывания, поскольку конкуренция за данный ресурс не слишком интенсивна.

В теоретических исследованиях также существуют расхождения относительно характера зависимости между перекрыванием ниш и видовым разнообразием. Одни авторы, использующие модели, основанные на уравнениях Лотки — Вольтерра, пред-

сказывают, что максимально допустимое перекрытие ниш должно увеличиваться с возрастанием интенсивности конкуренции [110]. Однако имитационные исследования зависимости между стабильностью сообщества и его видовым разнообразием подтверждают гипотезу перекрытия ниш [7]. Оказалось, что для сохранения стабильности системы с увеличением числа ее компонентов средняя интенсивность их взаимодействия (сравнимая с перекрытием ниш) должна уменьшаться. Данные по ассамблеям растений и животных подтверждают эти предсказания (см. гл. 10).

Уменьшение перекрытия ниш с увеличением разнообразия можно объяснить усилением диффузной конкуренции. В гильдиях птиц, питающихся в кронах деревьев [38], и в ассамблеях ящериц [41] суммарное (диффузное) перекрытие ниш значительно возрастает с увеличением видового разнообразия, несмотря на то, что среднее попарное их перекрытие уменьшается. Такая связь перекрытия с видовым разнообразием потенциально могла бы привести к относительно постоянному уровню подавления одним видом другого. Возможно, сильное перекрытие с небольшим числом конкурентов равноценно более слабому перекрытию с большим числом конкурентов, так что фактическая интенсивность межвидовой конкуренции, испытываемой одним видом, может оказаться сходной в сообществах, сильно различающихся по плотностям видов [41].

3.4.6. Конкуренция в прошлом

Возможно, что конкуренция, имевшая место в прошлом, играла важную роль в становлении организации существующего в настоящее время сообщества, даже если путем прямого экспериментального вмешательства не удастся выявить ожидающиеся изменения величины и характера ниши. Вид, непрерывно испытывающий сильное давление межвидовой конкуренции, вряд ли может сохранять способность использовать широкий спектр ресурсов на протяжении экологического времени, тогда как для популяции, периодически освобождающейся естественным образом от межвидовой конкуренции, это возможно [3]. Например, распространение двух мелких пустынных грызунов объясняют происходившей в прошлом конкуренцией, которая вызвала сильный отбор, направленный против использования этими видами сходных местообитаний [44].

Таксономическая близость видов в пределах сообщества дает еще одну потенциальную возможность для исследования роли происходившей в прошлом конкуренции. Поскольку виды одного рода должны сильно конкурировать между собой, следует ожидать, что в природных сообществах таких пар видов будет меньше, чем в выборке, состоящей из представителей разных

видов и родов, взятой в какой-либо обширной географической области. Однако на самом деле в ряде исследований было обнаружено, что с увеличением числа видов в сообществе число пар видов, принадлежащих к одному роду, либо не уменьшается, либо оказывается больше ожидаемого [9, 311]. Некоторое косвенное подтверждение роли конкуренции в прошлом дают работы по ассамблеям ящериц, в которых обнаружено сходное разнообразие родов для трех географических областей [101], и ряд исследований озерного зоопланктона, показавших, что ниши видов, принадлежащих к одному роду, особенно сильно удалены друг от друга [74].

3.5. Заключение

Установлено, что как внутри-, так и межвидовая конкуренция оказывает влияние на видовую нишу. Внутривидовая конкуренция приводит к расширению ниши и к приближению реализованной ниши к границам фундаментальной ниши (или даже выходу за ее пределы). Межвидовая конкуренция стремится противодействовать такому расширению, а кроме того, играет важную роль во взаимоотношениях между видами. В тех случаях, когда виды очень сходны, может происходить конкурентное исключение, однако его удается избежать путем уменьшения перекрытия между нишами и изменения их размеров и(или) местоположения за счет сдвига ниш или смещения признаков.

Если внутри- и межвидовая конкуренция оказывает противоположное воздействие на ширину ниши, можно ли установить, какая из них сильнее влияет на организацию сообществ? Один из методов сравнения состоит в том, чтобы выяснить расстояние до ближайшего соседа у особей одного и того же и разных видов. Результаты полевых экспериментов с пустынными кустарниками показывают, что межвидовая интерференция бывает обычно более интенсивной, чем внутривидовая [54, 76], хотя имеются и противоположные данные [54]. Сходные исследования, проводившиеся на блюдечках, выявили либо большее влияние со стороны других видов, либо полное отсутствие различий во взаимоотношениях внутривидовых и межвидовых пар [55]. Другим методом служит изучение результатов, к которым ведет сокращение количества доступной пищи. Если межвидовая конкуренция приводит к разделению ресурсов, то виды должны дивергировать по кормовым спектрам, как это наблюдается у земляных выюров [100] и белок [104]. Если более важную роль играет внутривидовая конкуренция, то согласно теории оптимального фуражирования должно произойти расширение кормового спектра, как это обнаружено у некоторых ви-

дов колибри [48]. Однако случаи экологического высвобождения и тот факт, что большинство видов не занимает своей фундаментальной ниши, позволяют считать, что межвидовая конкуренция влияет на размеры ниши сильнее. Было высказано мнение, что в состоянии равновесия действие внутривидовой конкуренции компенсируется суммарным действием межвидовой конкуренции [9], однако равновесие зависит как от уровня ресурсов, так и от степени диффузной конкуренции, а поэтому в разных условиях ведущую роль может играть либо один, либо другой тип взаимоотношений.

ГЛАВА 4

Конкуренция и ниша; лимитирующее сходство и дифференциальное перекрывание ниш

В главе 3 было показано, что конкуренция оказывает воздействие как на размеры ниши, так и на степень перекрывания между нишами разных видов. В результате обсуждения связанных с этим представлений возник интересный вопрос: если в природе нет двух видов, которые могли бы в течение бесконечно долгого времени занимать одну и ту же нишу при лимитирующем влиянии ресурсов, то какова степень сходства между видами, допускающая сосуществование? Или, формулируя это в терминах теории ниши, какой степени может достигать перекрывание ниш, не вызывая конкурентного исключения? Это и есть проблема лимитирующего сходства.

4.1. Лимитирующее сходство

Впервые концепция лимитирующего сходства была рассмотрена Мак-Артуром [111], но в дальнейшем был разработан более строгий теоретический подход с целью выразить количественно тот уровень, до которого может доходить сходство между сосуществующими видами. Для простоты эти исследования брали за основу модели конкуренции типа предложенных Лоткой — Вольтерра [112] и разделение видов по одномерному спектру ресурсов (рис. 4.1). Каждый вид, входящий в данную систему, использует данный ресурс определенным способом, описываемым соответствующей функцией использования (f_x), и степень разделения ниш характеризуется отношением $\rho_{ij} = d_{ij}/w_{ij}$ (см. разд. 2.3.2). Это отношение велико для хорошо разделенных и мало для сильно перекрывающихся ниш.

Первые модели исходили из допущения определенной и постоянной формы функции использования (например, колоколообразной), тогда как некоторые из более поздних моделей допускали наличие в уравнениях конкуренции случайно флуктуирующих компонентов (например, флуктуации емкости популя-

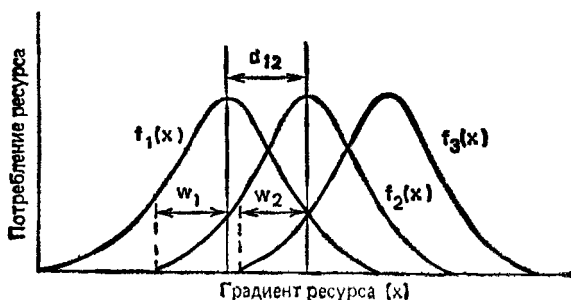


Рис. 4.1. Теоретические кривые использования ресурсов для трех видов со сходящимися функциями использования ($f(x)$). d — расстояние между средними значениями; w — стандартное отклонение.

ции) [7]. Во всех случаях необходимым условием для совместного существования примыкающих друг к другу видов является отношение $d/w > 1$, при котором на принимаемые моделью допущения или ее гибкость не накладывается слишком больших ограничений. Другой подход допускает «эволюцию» функции использования, в результате чего входящие в систему виды достигают максимальной приспособленности [113]. Эти модели предсказывают, что система стремится к достижению ситуации, при которой $d/w > 1$ для видов, стоящих рядом на градиенте данного ресурса.

Альтернативный метод теоретически рассматривает шансы на выживание у вида, который пытается «втиснуть» свою нишу между нишами двух уже имеющих вид [114]. Мак-Артур и Левинс [114] установили, что лимитирующее отношение d/w для успешной инвазии равно 1,56.

Исходя из теоретических соображений, имеется известный предел перекрытия ниш, и сосуществование видов, использующих один и тот же ресурс, возможно лишь в том случае, когда среднее различие между ними превышает типичную внутривидовую изменчивость, т. е. $d > w$. Обычно отношение $d/w \leq 1$ указывает на потенциально сильную конкуренцию за данный ресурс, тогда как отношение $d/w > 3$ позволяет считать, что между видами нет взаимодействия, т. е. нет перекрытия ниш [29]. Можем ли мы наблюдать такую степень лимитирующего сходства в природе?

4.2. Степень лимитирующего сходства

Ввиду тех трудностей, с которыми сопряжено получение надежной оценки действительного потребления ресурсов и сравнение сообществ в различных местообитаниях, часто бывает

удобно или даже необходимо оценивать различия в потребляемых ресурсах, используя для этого видовой признак, определяющий положение данного вида на какой-либо оси ресурса. В этих целях очень широко используют морфологические признаки, поскольку их легко измерить, т. е. оценить объективно, причем такие измерения не зависят от структуры местообитания [107]. При этом измеряют среднее расстояние между ближайшими соседями в морфологическом пространстве (например, между видами, самыми близкими по длине тела), с тем чтобы получить определенную меру степени упаковки видов, а тем самым и лимитирующего сходства. В основе этого метода лежит допущение, что морфологическое расстояние тесно связано с экологическим сходством. В большинстве подобного рода исследований использовались размеры трофических (пищедобывательных) структур, размеры или вес тела консумента как показатели размеров потребляемой пищи. Это приемлемо, когда размеры консумента и его пищи коррелируют, т. е. чем крупнее данный признак, тем крупнее потребляемый пищевой ресурс. Такие корреляции были многократно продемонстрированы для консументов из числа позвоночных, например для ящериц [115, 116], птиц [57, 117] и млекопитающих [102, 104, 118], в меньшей степени — для беспозвоночных [119, 120].

В дальнейшем обсуждении в качестве количественной оценки ресурса используются главным образом размеры пищи, т. е. оно ограничено данными по животным, но полученные выводы применимы также к потреблению любого другого ресурса как животными, так и растениями.

4.2.1. Правило Хатчинсона и закон Дайара

Хатчинсон [121] в своей классической работе продемонстрировал заметное постоянство степени дивергенции морфологических признаков на примере отношения размеров ротовых частей у нескольких сосуществующих видов насекомых, птиц и млекопитающих, принадлежащих к одному и тому же роду. Это отношение колеблется от 1,1 до 1,4, и его средняя величина 1,28 была предварительно принята за нижний предел сходства между конкурирующими видами. Впоследствии многие авторы приняли отношение размеров 1,3 или соответствующее ему отношение весов 2 за биологическую константу или «правило» для групп симпатрических видов, особенно если это касается размеров пищедобывательных структур или тела у позвоночных и беспозвоночных. Перечень работ, подтверждающих это «правило», довольно внушителен, и в него входят исследования, проведенные на пауках [120], жуках-скакунах [119], ящерицах [115], саламандрах [89], белках [104], летучих мышах [118] и пустынных грызунах [102]. Несколько ярких примеров

дало изучение птиц. Например, отношения длины клювов у симпатрических видов, принадлежащих к одному и тому же роду, из 46 семейств умеренных и тропических областей группируются вокруг 1,3 (от 1 до 1,7, в среднем 1,15 [103]). Данные по восьми видам новогвинейских плоядных голубей из родов *Ptilinopus* и *Ducula* также подтверждают это «правило» (рис. 4.2). Этих голубей можно расположить в ряд, крайние члены которого различаются по весу тела в 16 раз, а среднее отношение весов между соседними видами равно 1,9 (от 1,33

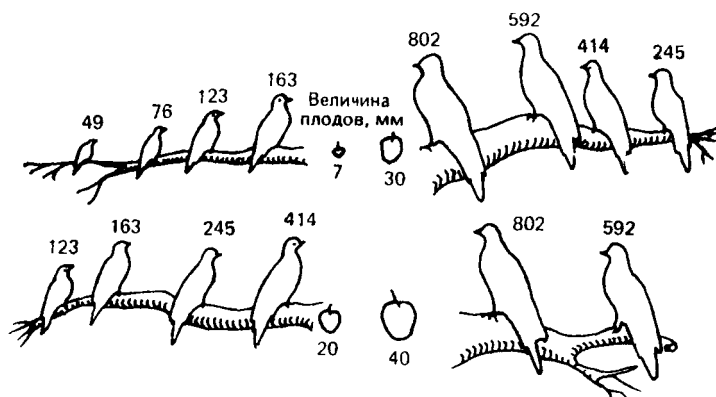


Рис 4.2 Разделение по размерам среди сосуществующих видов плоядных голубей (*Ptilinopus* и *Ducula* spp) на Новой Гвинее. Над каждым видом указана масса птицы в граммах [57].

до 2,73). Они отличаются друг от друга размерами пищи и размещением при кормежке на разных частях ветвей, способных выдержать их вес.

Аналогичное отношение обычно обнаруживается для линейных размеров личинок различных возрастных стадий у насекомых: личинки каждого возраста примерно в 1,3 раза крупнее личинок предыдущей [115, 122, 124]. Это отношение известно под названием закона Дайара. Ему подчиняются также последовательные возрастные классы у хвостатых амфибий [89, 125]. Высказывалось мнение, что подобные примеры иллюстрируют морфогенетическую реакцию на потенциальную конкуренцию между последовательными возрастными классами или личиночными стадиями в пределах одного вида.

Некоторые авторы считают это эмпирическое отношение непонятным [122], но Майорана [125] предложил возможное объяснение как его постоянству, так и величине. Если для экологического разделения двух видов (или возрастных классов) перекрывание распределений частот должно иметь некоторый

минимальный уровень, причем эти виды обладают сходной степенью морфологической изменчивости, то линейное смещение их средних размеров также будет относительно постоянным. Для многих структур коэффициент вариации CV (CV — стандартное отклонение, выраженное в процентах от среднего значения) колеблется от 4 до 10, а чаще всего — от 5 до 6. При $CV = 5,5$ для двух видов с отношением размеров 1,28 перекрывание распределений частот составит всего лишь 1—2 % [125]. Это объяснение предполагает также, что «постоянная» Хатчинсона должна быть несколько изменчивой (как это следует из литературы), поскольку ни один вид не обладает абсолютно постоянной морфологической изменчивостью.

Таким образом, создается впечатление, что в самых разнообразных ситуациях виды распределяются вдоль градиента того или иного ресурса неслучайным образом, а исходя из этого можно полагать, что у многих симпатрических видов в результате конкуренции возникло упорядоченное распределение по размерам тела или трофических структур.

4.2.2. Критика правила Хатчинсона и закона Дайара

Широкое использование «правила» Хатчинсона многократно подвергалось критике. Указывалось, что отношение 1,3, по-видимому, пригодно для описания серий магнитофонов, станков или велосипедов и, вполне возможно, выводится из общих закономерностей создания наборов инструментов, не будучи особенностью биологических объектов [122]. Однако это сходство, возможно, связано с нашим восприятием, проявляющимся в создании таких предметов, т. е. соответствует природе, а может быть, и порождено ею [125]. Рот [126] подвергает критике методы сбора данных, применявшиеся в некоторых исследованиях, указывая, что соотношения многих размеров изменяются в разное время года. Кроме того, сами эти соотношения могут зависеть от общих размеров, поскольку при аллометрическом росте пропорции тела данного животного могут изменяться [126]. Это не позволяет объяснить наблюдающуюся среднюю цифру и попросту затрудняет решение исследуемого вопроса.

Более важно отметить, что во многих исследованиях продемонстрировано значительное перекрывание по величине и типам потребляемой пищи, несмотря на сильную разницу общих размеров или размеров пищедобывательных структур. Например, у ближайших видов некоторых хищных пауков отношение d/w для общих размеров больше, а для длины жертв — меньше единицы [127]. У семяядных грызунов часто наблюдается сильное перекрывание по размерам поедаемых семян, хотя отношение животных по весу равно 2 или 3 [102]. Кроме того, крупные хищники обычно потребляют пищу, недоступную мел-

ким, тогда как обратная ситуация встречается гораздо реже. Это указывает на то, что закономерные различия в размерах консументов вдоль градиента размеров добычи могут и не приводить к устойчивому уменьшению перекрытия между нишами соседних видов [98]. Возможно также, что известную роль играют при этом энергетические факторы.

Во всех приведенных примерах морфологическая изменчивость гораздо меньше, чем изменчивость по потреблению рассматриваемого ресурса, поэтому для достаточно выраженного разделения по одной оси ресурса может возникнуть необходимость в полном расхождении по морфологии. Это применимо и к самым разнообразным другим случаям [125], в которых степень морфологического разделения двух видов или возрастных классов с различными размерами прямо пропорциональна их морфологической изменчивости, и ее значение обычно равно 3—8 стандартным отклонениям от среднего (для нормальных распределений, изображенных в логарифмическом масштабе). В таких ситуациях еще применима концепция лимитирующего сходства, однако при этом необходима в 3—8 раз большая, чем предусмотрено теорией, степень разделения. Сильную изменчивость по потребляемым ресурсам можно также частично объяснить пластичностью поведения видов. Она может быть связана с тем, что животные при выборе пищевых объектов часто руководствуются не только их величиной, но и энергетической ценностью, легкостью добывания, вкусом, питательностью и обилием (например, мухоловки [128, 129]). На этом основана теория оптимального фуражирования (см., например, [40]).

Наконец, универсальность «правила» Хатчинсона была подвергнута сомнению, когда оказалось, что несколько видов сосуществуют, потребляя сходные типы пищи, но не различаясь размерами тела или пищедобывательных структур (если эти различия вообще имеются) в предусматриваемой этим правилом степени (см., например, [103, 118—120, 124, 130]). Как можно объяснить эти данные, если, согласно теоретическим исследованиям и «правилу» Хатчинсона, существует некий лимитирующий уровень сходства?

4.2.3. Применимость рассмотренных выше правил

Совершенно очевидно, что правила, описывающие уровень лимитирующего сходства, применимы не ко всем организмам или ситуациям. В основе теоретических моделей лежит допущение, что виды конкурируют за ресурсы, распределенные по линейному градиенту, поэтому в тех случаях, которые соответствуют этим моделям, можно считать, что между изучаемыми видами разделение ресурсов происходит именно таким образом. Данные, подтверждающие это правило, относятся главным образом

к симпатрическим видам, принадлежащим к одному и тому же роду и затрачивающим много времени и энергии на поиски или преследование дискретных кормовых объектов одинаковых типов. Если размеры данного морфологического признака (за счет того, что он как-то связан с добыванием пищи) являются единственным существенным параметром ниши, то следует ожидать по меньшей мере 28 %-ного различия между сосуществующими видами. Если допущения, принимаемые теоретическими моделями, т. е. лимитирующие ресурсы, насыщенные сообщества и разделение только по одной оси ресурса не удовлетворяются, мы не сможем установить требуемого уровня лимитирующего сходства или вообще не обнаружим этого сходства. В тех случаях, когда выявляются ожидавшиеся различия в размерах, но потребляемые ресурсы широко перекрываются или же между сосуществующими видами нет различий по рассматриваемому морфологическому признаку, это означает, что он связан с какой-то другой экологической активностью, имеющей второстепенное значение для разделения двух видов. Ожидаемая степень лимитирующего сходства трофических или пищедобывательных структур неприменима для многих растений или для животных, потребляющих пищу, имеющуюся в относительном изобилии (например, травоядных или фильтраторов), поскольку они затрачивают мало времени и энергии на поиски и сбор питательных веществ. Например, в гильдиях зерноядных, плодоядных и хищных грызунов межвидовая конкуренция приводит к ясно выраженным закономерностям в распределении размеров тела и потреблении пищевых частиц. В отличие от этого близкие виды травоядных грызунов редко сосуществуют в одном и том же местообитании, поскольку даже больших различий в общих размерах, вероятно, недостаточно для того, чтобы стало возможным сосуществование [58].

Итак, концепция лимитирующего сходства продемонстрирована теоретически, но в природе эквивалентный уровень такого сходства можно наблюдать только в ассамблеях или гильдиях, удовлетворяющих допущениям, принятым в теоретических моделях. Большая часть данных в пользу этой концепции относится к тем случаям, когда главным лимитирующим ресурсом служит какая-либо особенность пищи — в таких случаях «правило» Хатчинсона применимо. Если изменчивость по потреблению ресурса превышает морфологическую, то для сосуществования необходимо, чтобы разделение было больше предсказанного. Если важную роль играет не один, а несколько ресурсов или же ресурсы не играют лимитирующей роли и сообщество ненасыщенно, то допущения теоретической модели не выполняются. В таких случаях виды оказываются гораздо более близкими, чем ожидалось, либо по морфологии, либо, что важнее,

по использованию какого-то одного ресурса и предсказанную степень лимитирующего сходства по любому отдельному ресурсу продемонстрировать трудно.

Это подводит нас к двум другим концепциям, имеющим важное значение для рассмотрения роли конкуренции в организации сообщества, а именно к понятиям размерности ниш и их дифференциального перекрывания.

4.3 Размерность ниши и дифференциальное перекрывание

Как мы видим, в большинстве ранних представлений и теоретических подходов к изучению конкуренции и ее воздействий на перекрывание ниш рассматриваются виды, использующие главным образом лишь одно измерение ресурса. В предыдущем разделе было приведено значительное количество данных, свидетельствующих о том, что конкуренция может привести к лимитирующему сходству между видами по такому измерению. Если это — всеобщее биологическое правило, то по мере увеличения числа конкурирующих видов в сообществе они должны разделяться по все большему и большему числу измерений, чтобы удерживать перекрывание по всем ресурсам и конкурентное подавление на минимальном уровне (как показано в некоторых работах, описанных в разд. 3.5). Таким образом, совершенно ясно, что при изучении структуры сообщества следует рассматривать перекрывание в хатчинсоновском n -мерном гиперпространстве (см. гл. 2), учитывая все градиенты среды и все ресурсы, используемые составляющими сообщество видами. Хотя в качестве концепции такой подход правомерен, он слишком абстрактен и трудно применим, так как удовлетворительным образом учесть все факторы, оказывающие влияние на вид, невозможно.

Тем не менее понятие размерности ниши имеет важное значение. Как уже говорилось выше, сходные виды могут сосуществовать, если их ниши, сильно перекрываясь по одному измерению ресурса, в значительной мере разделены по другому его измерению. Это явление известно под названием дифференциального перекрывания ниш (рис. 4.3). В зависимости от того, какое измерение интересует исследователя, можно считать, что ниши двух видов сильно перекрываются и, следовательно, виды конкурируют между собой или, напротив, что эти виды занимают совершенно изолированные ниши. Подобные проблемы затрудняют проверку принципа конкурентного исключения в природных условиях. Наблюдаемое сосуществование двух очень сходных видов, не опровергая этот принцип, может просто

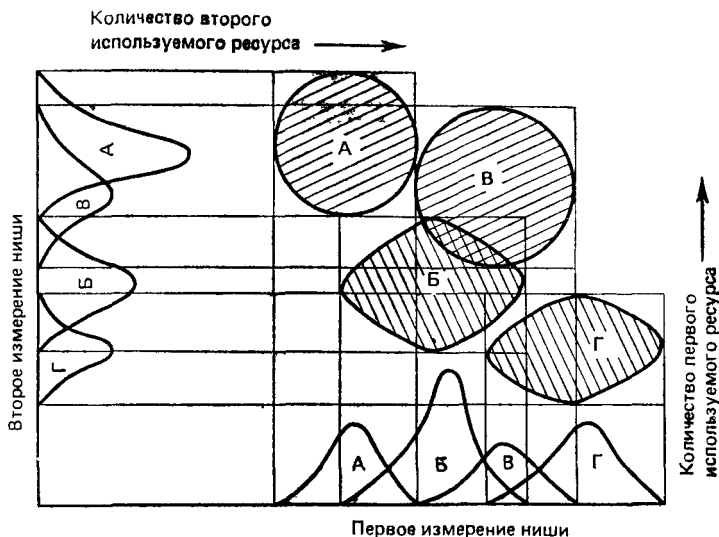


Рис. 4.3. Дифференциальное перекрывание ниш четырех видов (А — Г). Пары видов со значительным перекрыванием по одной оси ниши могут ослабить конкуренцию путем расхождения по другой ее оси. Заштрихованные участки — пространство ниши, занимаемое в результате каждым видом.

означать, что мы проглядели какое-то важное экологическое различие.

В настоящее время собрано большое количество убедительных данных о том, как два сходных вида могут сосуществовать, а тем самым предположительно избегать конкуренции в результате дифференциального перекрывания ниш по двум или более градиентам среды. Зоологи и ботаники подходят к этой проблеме с довольно разных сторон, что в целом объясняется различиями в способах распределения ресурсов между видами у животных и у растений. Поэтому проще будет рассмотреть примеры и общие принципы для каждого царства в отдельности.

4.3.1. Дифференциальное перекрывание у животных

Известно много примеров сосуществования видов животных, сильно перекрывающихся по пище или используемому пространству, но разделенных во времени. Такое сосуществование возможно при условии, что на ресурсы в данный момент относительно мало влияют предшествующие события. Самые яркие примеры этого — сосуществование дневных и ночных животных, например ястребов и сов, ласточек и летучих мышей, кузнечиков и сверчков. На коралловых рифах многие виды рыб активны днем, другие — с наступлением сумерек, а третьи — только

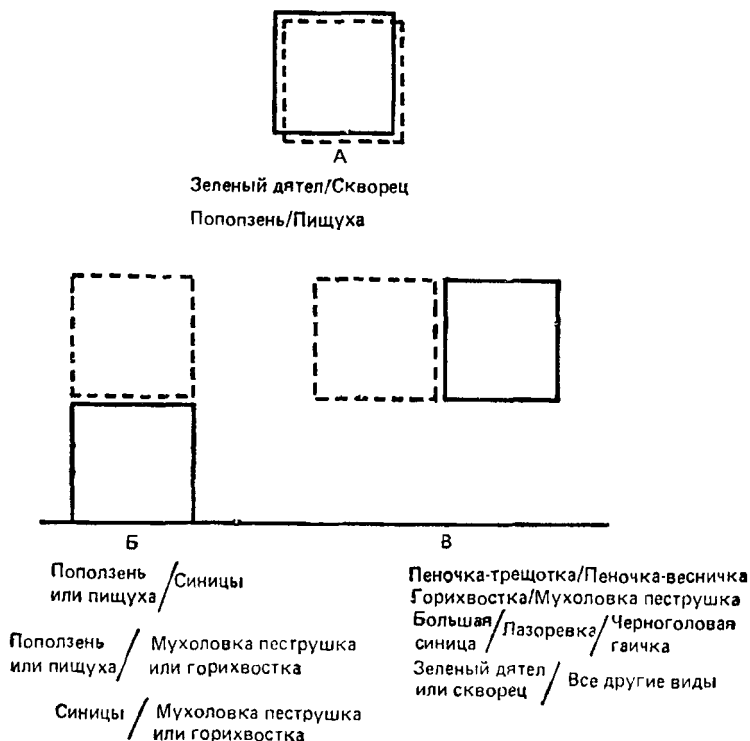


Рис. 4.4. Механизмы разделения ниш у лесных видов птиц [131]. А. Пищевая специализация без пространственного разделения. Б. Разделение по вертикали. В. Разделение по горизонтали.

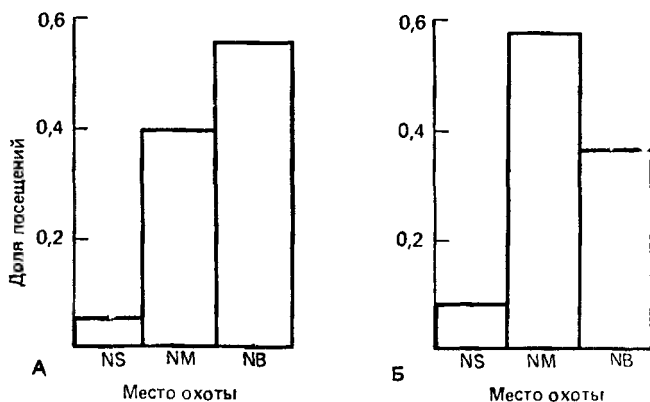


Рис. 4.5 Дифференциальное использование пространства двумя видами гладышей, кормовые спектры которых сильно перекрываются [132]. А. *Notonecta obliqua*. Б. *N. glauca*. NS — охотится у поверхности воды; NM — в толще воды; NB — у дна водоема.

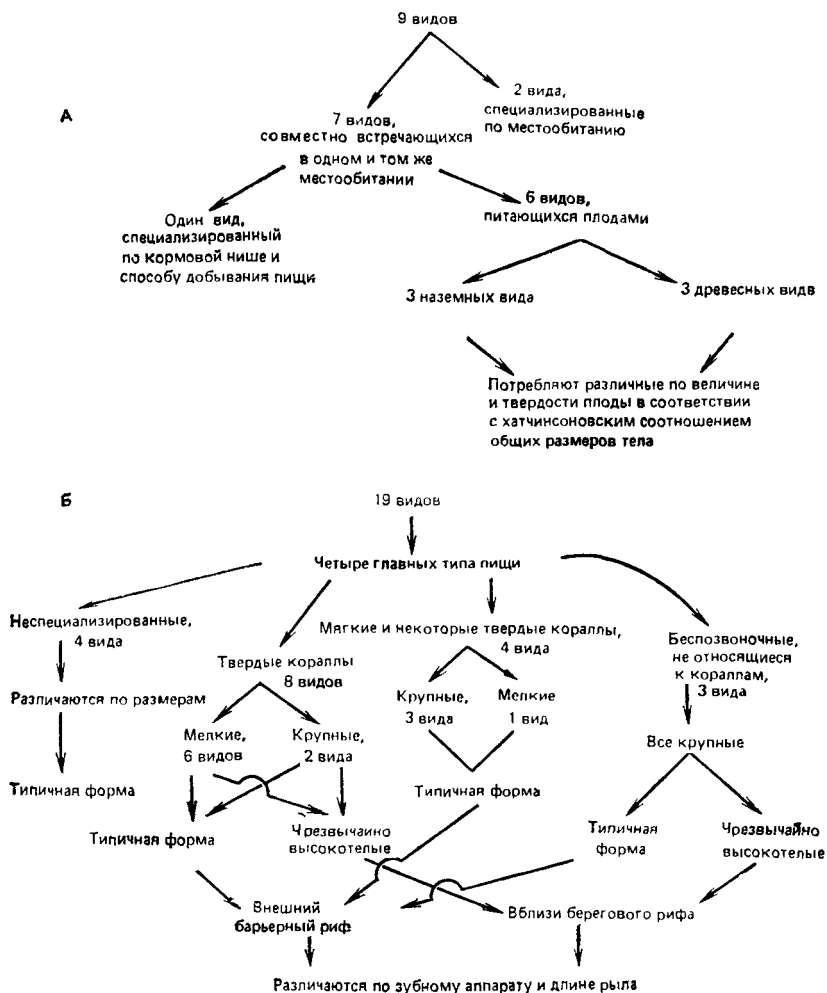


Рис. 4.6. Распределение ресурсов между: А — белками в дождевом лесу в Африке [104]; Б — в ассамблее рыб кораллового рифа [134].

ночью; при этом все они потребляют одинаковую пищу и используют сходные места в качестве убежищ.

В тех случаях, когда сосуществующие виды потребляют сходную пищу в одно и то же время, они могут быть разделены в местообитании по горизонтали, как это наблюдается у многих видов лесных птиц (рис. 4.4). Когда сосуществующие виды потребляют сходную пищу в одной и той же области в

одно и то же время, они могут быть разделены по вертикали (рис. 4.4 и 4.5).

Для ассамблей, в которые входит много сходных видов, характерно сложное распределение ресурсов. Два примера приведены на рис. 4.6.

В табл. 4.1 собраны ссылки на некоторые аналогичные исследования, охватывающие широкий круг животных, с указаниями главных измерений ресурсов, по которым разделяются сосуществующие виды. Большинство примеров относится к ресурсам, по которым происходит разделение в пределах групп таксономически близких видов, использующих сходные ресурсы, но в нескольких работах изучалось использование сходных ресурсов сильно различающимися таксономическими группами.

Огромная роль дифференциального перекрывания в структуре сообществ не вызывает сомнений, но можем ли мы точно указать, какие конкретные измерения ресурсов важнее других? По мнению ряда авторов, можем. Уиттейкер [3] полагает, что ниши гильдии воробьиных птиц можно охарактеризовать тремя главными осями: вертикальный уровень мест кормежки и гнездования, размеры пищевых объектов и состав пищи. Коуди [135] считает важнейшими измерениями для луговых птиц расположение местообитания по вертикали и по горизонтали и тип пищи, а по мнению Брауна [58], сосуществование между видами семеноядных грызунов пустыни обеспечивается главным образом разделением их по двум измерениям ниши — по величине семян и кормовой территории. Обширный анализ 81 работы по разделению ресурсов провел Шёнер [136]. При неограниченном числе исследуемых измерений модальное их число, разделяющее виды, было равно трем, а в тех случаях, когда изучалось не более трех измерений, разделение обычно наблюдалось по двум из них. Было также выделено пять главных способов разделения видов по осям комплементарно используемых ресурсов: 1) *тип пищи и местообитания* — виды, местообитания которых перекрываются, потребляют разную пищу, или наоборот; 2) *тип пищи и время* — виды потребляют одну и ту же пищу в разное время или разную пищу в одно и то же время; 3) *местообитание и время* — по тому же принципу, что и 2; 4) *местообитание и местообитание* — виды, местообитания которых перекрываются по горизонтали, часто обитают на разных уровнях по вертикали, или наоборот; 5) *тип пищи и тип пищи* — виды могут потреблять пищевые объекты одинакового размера, но пища эта может различаться по типу и относиться к таксономически разным видам, или наоборот. Примеры каждого из этих способов приводятся в табл. 4.1. Кроме того, ряд важных обобщений об относительном значении некоторых

Таблица 4.1. Дифференциальное перекрытие ресурсов в некоторых гильдиях и ассамблеях животных

Группа	Перекрытие	Разделение	Источник данных
<i>Беспозвоночные</i>			
<i>Наземные</i>			
Жуки-скакуны	ТМ, ТП	РТС, ГР	[119]
Хищные пауки	ТП, Р, ТрП	В, ТМ	[127]
Пауки-кругопряды	ТП	В, Р, ВР	[130]
Почвенные ногохвостки	ТП, В, ТМ	ВР	[154]
Периодические цикады	ТП, В	ХЖ, ГР	[155]
Кузнечики	ТП, ТМ	ММ, Ф, В	[156]
Цикадки	ХЖ	ВР, ГР	[157]
Тропические тараканы	ТМ	В	[158]
Муравьи дождевых лесов	В, ТМ	ГР, КУ, ТП	[159]
<i>Водные</i>			
Пресноводный зоопланктон	ТМ	В, ВР, ТП	[74]
Гладыши Британских островов	ТП, ТМ	ТрП, Ф, ЭП	[132, 161]
Личинки ручейников-гидропсихид	ТрП, ТМ	ГР, Ф, ММ	[160]
Калаиды (веслоногие)	ГР	ВР, В, Р	[162]
<i>Позвоночные</i>			
Речные рыбы	КУ	ММ, РТС, ТрП	[101]
Тритоны	ТМ	Р, ММ, РП	[89]
Пустынные ящерицы	ТМ, Р	ТП, ГР	[41]
Пустынные ящерицы	ТП, ТМ	В, ММ, ХЖ	[107, 151]
Игуаны рода <i>Anolis</i>	ГР	Р, ВР, РП, ММ	[136]
Бакланы	ТП, ТМ	Р, КУ, ТрП, В	[103]
Ястребы	ТП, ТМ	ТрП, КУ	[103]
Мухоловки	ТрП, ТМ	ВР, ГР, КУ	[133]
Лесные птицы, обитающие в кронах деревьев	ТП	ВР, ТрП, В	[145]
Летучие мыши	ТП	РП	[188]
Пустынные грызуны	ТП, ТМ	РП, ГР, КУ, ТрП, ЭП	[58, 102, 151]
Пустынные грызуны	РП	КУ	[151]
<i>Таксономически смешанные группы</i>			
Пустынные муравьи и грызуны	ТМ, ТП (семена)	РП, ГР	[64]
Колибри и насекомые	ТП (нектар)	ХЖ, ТМ, В	[91]
Насекомые, птицы и млекопитающие	ТМ, ТП (семена хвойных)	ГР, ВР, ТрП, В	[163]
Пресноводные личинки ручейников и вислокрылок	ТМ, ТП (жертва)	ТП, В	[164]

Сокращения; ТП — тип пищи, ХЖ — вид-хозяин или жертва; РП — размеры пищевых объектов; ТрП — трофическое поведение; ТМ — тип местообитания; ММ — микроместообитание; ГР — горизонтальное распределение; ВР — вертикальное распределение; КУ — кормовой участок; Р — размеры; РТС — размеры трофических структур; В — время или сезон; Ф — физиология; ЭП — эффективность передвижения.

измерений ресурсов для разделения видов можно вывести из работ, согласно которым главным организующим фактором служит конкуренция [136].

1. Измерения местообитания играют важную роль чаще, чем измерения типа пищи, которые в свою очередь бывают важны чаще, чем временные измерения.

2. Возможности разделения во времени (сезонные или суточные различия в активности видов) быстро оказываются исчерпанными при возрастании числа видов в гильдии или сообществе. (Фактически степень лимитирующего сходства при разделении во времени может быть больше, чем при разделении по пищевым измерениям, обсуждавшимся выше.)

3. Поэтому у хищников чаще, чем в других группах, разделение между видами обеспечивается активностью в разное время суток. Это происходит главным образом за счет того, что их жертвы обладают собственными суточными ритмами активности (т. е. фактически представляют собой независимые ресурсы). У растительноядных животных такого разделения, как правило, быть не может.

4. Разделение пищи между наземными пойкилотермными животными часто происходит благодаря их активности в разное время суток.

5. Между медленно развивающимися животными не может быть такого четкого разделения по сезонной активности, как между видами, быстро достигающими зрелости. У позвоночных такое разделение вообще наблюдается реже, чем у животных с более простой организацией.

6. Разделение по типу пищи имеет более важное значение для животных, потребляющих крупные по сравнению с их собственными размерами пищевые объекты, чем для животных, питающихся относительно мелкими объектами. Эта мысль высказывалась и на основании теоретических соображений [98].

4.3.2. Размерности ниши у растений

У растений специализация по различным осям ниши, по-видимому, не достигает такой степени, как у животных. Все зеленые растения в общем сходны по своим потребностям в пище, т. е. воде, двуокиси углерода и основных минеральных веществах. В масштабах всего земного шара это означает, что для 300 000 видов наземных растений существует всего лишь 30 различных лимитирующих ресурсов [295]. Таким образом, возможности для дифференциации по пищевой оси у растений в отличие от животных очень невелики [137, 138]. Видовые популяции растений обычно сильно перекрываются по градиентам различных факторов среды [11], а резкие границы между ареалами видов растений, для объяснения которых были использованы

модели, описывающие распространение эпидемий [139], представляют собой исключения. Несмотря на такое перекрывание, каждый вид растений, по-видимому, имеет собственный популяционный центр, отличный от центров других видовых популяций. Пространство местообитания распределяется между видами на основе адаптаций по градиентам количественного изменения факторов среды (света, воды и питательных веществ), а также в зависимости от абсолютной высоты, крутизны, экспозиции склона, типа почвы и т. п. В широком смысле эти факторы позволяют объяснить распространение растений и до некоторой степени — пониженное перекрывание ресурсов и сосуществование видов в данной области. Однако многие виды растений обитают совместно на небольших участках местообитания, где различия в физических факторах не кажутся достаточно значительными, чтобы ими можно было объяснить такое сосуществование. Поскольку растения несомненно конкурируют за свет, воду и питательные вещества [140, 300] и, возможно, пространство, между ними должны быть какие-то мелкие различия в потребностях, делающие возможным их сосуществование, несмотря на явно широкое перекрывание ресурсов.

Один такой механизм предложил Тилмен [295]. Он продемонстрировал теоретическую возможность устойчивого сосуществования многих видов растений в пространственно неоднородной среде при условии, что эти виды различаются по соотношению необходимых им питательных веществ и превосходят друг друга по конкурентоспособности лишь в небольшом диапазоне относительных количеств ресурсов. В пользу этого механизма свидетельствует значительное число данных [295].

Большинство растений закреплено или укоренено в определенном месте, и разнообразные виды активности, осуществляемые животными при поисках и выборе пищи, спаривании, конкурентных взаимодействиях с соседями и т. п., у высших растений выражаются в изменениях формы и жизненного цикла [2]. Поэтому экологи растений изучают распределение ресурсов между разными видами, а тем самым — организацию сообщества, исследуя его физиономические особенности (физическую структуру) и различные жизненные стратегии растений. На основе таких исследований можно делать выводы о дифференциации ниш по существу таким же образом, как это делают экологи животных на основе морфологии. Различия форм роста у растений рассматривают при этом как внешние проявления дифференциации ниш.

Сложный пример такого сосуществования видов растений можно наблюдать в пустыне Сонора на юго-востоке шт. Аризона (США) [3]. Виды здесь различаются по высоте, на которой располагается большая часть их листы (табл. 4.2), а так-

Таблица 4.2. Различия в высоте расположения большей части листвы у растений в пустыне Сонора (по [3] с изменениями)

Высота над уровнем земли	Тип растений
Почти нулевая	Травянистые растения со стелющимися стеблями и листьями
Несколько сантиметров	Другие травянистые растения
Несколько дециметров	Полукустарники
0,5—2 м	Кустарники
2—5 м	Древовидные кустарники
6—9 м	Гигантские кактусы

же по ее сезонному поведению: вечнозеленые — полулистопадные — виды с быстро опадающей листвой и, наконец, кактусы, вовсе лишенные листьев. Этот градиент уменьшения продолжительности жизни листьев и увеличения роли стебля и ветвей в фотосинтезе должен способствовать ослаблению конкуренции. Различия по другим признакам, таким как степень теневыносливости, глубина проникновения корней в почву и их форма, также имеют значение. Подобного рода дифференциальное перекрывание и использование ресурсов приводят в сочетании к поразительному разнообразию видов растений в пустыне Сонора.

Как показывает этот пример, ниши растений различаются также по всевозможным функциональным зависимостям в физиологии, жизненном цикле и адаптации к другим видам, причем лишь немногие из них сказываются сколько-нибудь заметным образом на форме роста. Чтобы преодолеть эти проблемы, при анализе различий по нишам делались попытки выделить основные жизненные стратегии растений, различающиеся их реакциями на недостаток света, воды или питательных веществ (в присутствии конкурирующих видов или при неблагоприятных условиях). Грайм [141] описывает три типа таких основных стратегий. У *рудеральных видов* главная задача — образование семян, а не вегетативный рост, причем, закончив плодоношение, растения обычно отмирают. Эта стратегия играет важную роль в распределении ресурсов между родительскими и дочерними особями, особенно если ресурсы, например пространство, ограничены. *Виды-«компетиторы»* добиваются максимального потребления ресурсов за счет быстрого обновления листьев и корней и непрерывной пространственной перестройки поглощающих структур, что дает растению возможность приспособляться к изменениям распределения ресурсов в течение вегетационного периода. Наконец, «стресс-толерантные»

виды отличаются выносливостью и способностью сохранять усвоенные ресурсы, что позволяет им использовать периодические изменения доступности ресурсов в непродуктивных местобитаниях. Простым примером служит сосуществование двух травянистых однолетников, доминирующих в Большой Центральной Долине Калифорнии (США) [142]. У *Erodium botrys* корешок проростка быстро проникает в почву (стратегия, «стресс-толерантного» вида); поэтому он обладает преимуществом в конкуренции за почвенные питательные вещества. *Brotnus mollis* достигает большей высоты и побеждает в конкуренции за свет, затеняя *Erodium* при наличии достаточного количества питательных веществ (стратегия вида-«компетитора»). Таким образом, эти растения могут сосуществовать на протяжении длительного времени, поскольку *Erodium* обладает преимуществом на бедных почвах и в засушливые годы, а *Brotnus* — на более плодородных почвах и в годы с нормальным количеством осадков.

Избегать перекрывания ресурсов растениям помогают также различные стратегии размножения, которые снижают конкуренцию и дают возможность использовать незанятое пространство, образующееся в результате отмирания зрелых экземпляров или нарушения сообщества [78, 137, 138]. Описано пять главных типов стратегии размножения [141].

Таким образом, целый ряд разнообразных стратегий роста и размножения делает возможным сосуществование видов растений в одной и той же области в течение долгого времени. Дальнейшие подробности можно найти в монографиях Харпера [75], Майлса [4] и в других исследованиях по этой проблеме [143, 144].

У растений разделение по временной оси ниши выражено, по-видимому, гораздо сильнее, чем у животных. Возможно, это связано с тем, что потребление растениями многих ресурсов в данное время не влияет на их доступность в другое время (это относится, например, к свету). У лесных растений умеренных и тропических областей в процессе эволюции выработались различные типы цветения и плодоношения в результате дифференциальных адаптаций к смене времен года, опылению и распространению при помощи животных и ветра. Так, например, в листопадных лесах умеренной зоны шафран весенний (*Crocus vernus*), печеночницы (*Hepatica* spp.), кандык собачий зуб (*Erythronium dens-canis*) и другие травянистые растения образуют листья и цветут задолго до того, как деревья покрываются листвой. У других групп рост и цветение достигают максимума весной и летом, а у третьих, например у астр (*Aster* spp.) и золотой розги (*Solidago* spp.), — в конце лета и осенью [3].

И наконец, важный механизм, делающий возможным широкое перекрывание, но позволяющий избежать конкурентного исключения, описал Де Вит (см. [138]): в смешанных травостоях двух видов злаков или злака и бобового внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой. При этом создается ситуация, зависящая от густоты каждого из видов, при которой поддерживается саморегулирующееся устойчивое сосуществование (четвертый случай хорошо известных моделей конкуренции, основанных на уравнениях Лотки — Вольтерра [52]).

4.3.3. Дифференциальное перекрывание в пределах одного вида

Конкуренция за лимитирующие ресурсы может происходить внутри одного вида и притом чрезвычайно интенсивно, поскольку участвующие в ней особи используют по существу одни и те же ниши. При этом может наблюдаться избегание конкуренции за счет полиморфизма или непрерывной экологической изменчивости в пределах вида (см. разд. 2.2). В известных условиях особи одного вида занимают различные субниши или адаптивные субзоны, дробя, а возможно, и расширяя всю нишу или зону, используемую видовой популяцией [56]. Такое разделение ресурсов между представителями одного вида часто наблюдается при половом диморфизме, ведущем к дифференциальному использованию ниши особями разного пола.

У птиц половой диморфизм по морфологическим и экологическим признакам часто выражается в размерах и строении трофического аппарата и особенностях кормового поведения. У некоторых представителей рода *Centurus*, обитающих на островах Карибского моря, различия между полами в размерах и форме языка и клюва связаны с питанием на разных участках деревьев и с разными размерами жертвы [56]. Часто наблюдаются также различия в использовании занимаемой площади по горизонтали. Например, у воробьев *Passer herbulus henslowii* самцы добывают пищу на периферии кормовой территории данной пары, а самки — в ее внутренних частях [145]. Аналогичные, но вертикальные различия между кормовыми зонами самцов и самок обнаружены у некоторых кроновых видов птиц, в частности у виреонов [146] и у славковых птиц, обитающих в еловых лесах [147]. Различия в распределении особей разного пола по микроэкотопам описаны также у пустынных грызунов [148].

Разделение ниш между разными полами наблюдается и у двудомных растений. У шпината (*Spinacia oleracea*) мужские растения быстро растут и рано зацветают, но так же быстро увядают и отмирают, тогда как женские продолжают расти и развиваться, используя ресурсы, высвободившиеся после гибели

мужских растений, на завязывание семян и повышение своих репродуктивных возможностей [149]. У смолевки *Silene dioica* ниша разделена во времени прямо противоположным образом: женские растения преобладают в июне, а мужские достигают такого же обилия в августе [150]. Пространственное разделение ниши обнаружено у ряда двудомных растений тропических и умеренных областей [150]. У пролески *Mercurialis perennis* оно основано на предпочтении определенного pH почвы, а у *Trophis involucrata* — небольшого деревца нижних ярусов тропических лесов — экземпляры разного пола занимают разные части ниши в соответствии с содержанием в почве фосфатов.

Такая экологическая дифференциация у животных и растений, возможно, сыграла известную роль в возникновении и сохранении полового диморфизма и двудомности. Весьма выгодными для видов могли оказаться реакции на два различных давления отбора, направленных на: 1) снижение конкуренции между полами или 2) повышение способности к межвидовой конкуренции. В последнем случае местообитание используется полнее (т. е. занята более широкая ниша), поскольку мужские и женские особи часто делят между собой как функции, связанные с размножением, так и ресурсы. Это согласуется с гипотезой изменчивости ниши, обсуждавшейся в гл. 2.

4.4. Заключение

На основе большого количества данных, частично рассмотренных в этой и в предыдущей главах, многие экологи пришли к выводу, что конкуренция за ограниченные ресурсы — главный фактор, определяющий упаковку видов, а тем самым и их разнообразие [136, 301]. Интенсивная эксплуатационная конкуренция за лимитирующие ресурсы может привести к вытеснению одного вида другим, а интерференционная конкуренция — закрыть доступ к ресурсам, имеющимся в достатке, что также ведет к исключению одного или нескольких конкурентов. Каждый вид, очевидно, имеет собственные, слегка отличные от наблюдающихся у других видов, предпочтения в отношении ресурсов и способности к их использованию. При нехватке ресурсов преобладания достигают лишь наиболее эффективные потребители, что обеспечивает максимальное использование ресурсов сообществом в состоянии равновесия [28]. В масштабах короткого экологического времени это может привести к уменьшению равномерности в распределении видов, а в ряде случаев — к уменьшению их числа. В течение более длительных периодов времени возрастающая межвидовая конкуренция нейтрализуется отбором, направленным на специализацию и дифференциальное перекрывание ниш. Это делает возможным ус-

тойчивое сосуществование возрастающего числа видов в результате поддерживаемой конкуренцией дифференциации ниш вплоть до какого-то теоретического предела, зависящего либо от числа наличных дискретных ресурсов, либо от максимально приемлемого перекрытия ниш, либо от того и другого вместе.

Обычно ниши разделены по многим измерениям, и с увеличением числа конкурирующих видов им приходится расходиться по все большему и большему числу измерений, с тем чтобы сохранилось минимальное перекрытие ресурсов, необходимое для смягчения конкурентных взаимодействий в насыщенном сообществе. Таким образом, совпадение по одному измерению обычно, хотя и не всегда, коррелирует с обособленностью по другому, комплементарному, измерению. По-видимому, можно выявить два или три важных комплементарных измерения, по которым виды, входящие в данную гильдию, могут разделяться в пространстве ниш.

Величину многомерного перекрытия можно получить разными способами [29, 41, 114, 151]. Мак-Артур и Левинс [114] предсказывают, что для сосуществования без конкуренции необходимо, чтобы перекрытие между соседними видами не превышало 54 %; сходные величины приводят и другие авторы [152]. В большинстве исследований, рассматривающих конкуренцию как главный механизм, определяющий структуру гильдии, у большей части пар видов суммарное перекрытие не достигает этой цифры (см., например, [66, 89, 151, 153]). Анализ главных компонент дает лучшее приближение к сравнению ниш разных видов в терминах хатчинсоновского n -мерного пространства [74, 154]. В таких исследованиях выявляется более четкое разделение видов, что служит дополнительным подтверждением того, что комплементарность измерений ниш направлена на поддержание минимального перекрытия ресурсов и снижает конкурентные взаимодействия.

Однако многие авторы полагают, что конкуренция — не единственный биотический фактор, создающий структуру сообщества, причем их мнение подтверждается исследованиями, демонстрирующими возможность сосуществования видов, несмотря на перекрытие, превышающее предсказанные 54 %. Эти взгляды будут рассмотрены в следующей главе.

ГЛАВА 5

Хищничество и видовое разнообразие

Во многих гильдиях и ассамблеях потенциально конкурирующих видов, по-видимому, имеет место сильное перекрывание в потреблении ресурсов, не сопровождаемое дифференциальным их разделением, обсуждавшимся в гл. 4. К числу таких видов относятся рыбы-попугаи, тропические птицы, питающиеся плодами и нектаром, тропические озерные рыбы и многие другие растительноядные гильдии [165]. В ряде работ делались попытки, правда неудачные, выявить взаимные влияния и конкуренцию между видами (например, в гильдиях листоядных насекомых [124]). Одно из возможных объяснений такого сосуществования — наличие каких-то невыявленных измерений ресурсов; в противном случае оно может иметь место лишь при условии, что ресурсы по самой своей природе неограниченны или если в результате воздействия какого-нибудь внешнего фактора численность потенциально конкурирующих популяций сосуществующих видов удерживается на уровне, который ниже допустимого емкостью среды. В таких случаях межвидовая конкуренция не может служить главным механизмом, определяющим видовое разнообразие, и следует проанализировать другие факторы. Одним из них могут быть физические нарушения среды (см. гл. 8); однако потенциально наиболее важным механизмом создания структуры сообщества, альтернативным механизму, основанному на разделении ресурсов, опосредованном конкуренцией, является хищничество.

Если какой-либо фактор смертности оказывает очень сильное воздействие на самый конкурентоспособный или самый многочисленный вид (компенсаторная смертность), то конкурентное исключение может предотвращаться в течение неопределенно долгого времени. При этом становится возможным более сильное перекрывание ниш, а следовательно, и увеличение

числа сосуществующих видов [137, 165]. Как показали теоретические исследования, в роли такого фактора смертности может выступить хищничество, которое таким образом влияет на характер локального видового разнообразия.

5.1. Теоретические исследования

Введение зависящего от плотности жертвы хищничества в модель минимального разделения ниш, предложенную Мак-Артуром и Левинсом (см. разд. 4.1), привело к следующим выводам [165]: а) минимальное расстояние, разделяющее ниши в присутствии хищника, никогда не бывает больше, чем в его отсутствие; б) при этом условии с повышением эффективности хищничества минимальное разделение ниш, допускающее инвазию, уменьшается. Точно так же выбор жертвы, зависящий от ее плотности, может привести к устойчивому равновесию в теоретических моделях двух конкурирующих видов жертвы, где прежде никакого равновесия не существовало [166]. Для этого хищник должен был бы обладать способностью к функциональным и численным реакциям на изменения плотности жертвы; возможно, однако, что переключение (непропорционально частые нападения на наиболее обильную жертву) будет иметь при этом более важное значение. В самом деле, установлено, что переключение оказывает стабилизирующее влияние в системах «один хищник — n жертв» и представляет собой единственный механизм, способный стабилизировать взаимодействия в тех случаях, когда ниши жертв полностью перекрываются [166]. Такую роль могут играть неспециализированные хищники. Предпочтение более специализированными хищниками доминантного конкурента действует таким же образом, как переключение хищника, и может стабилизировать теоретические взаимодействия в моделях, в которых прежде не существовало равновесия между видами жертвы, при условии что их ниши в какой-то степени разделены [166].

Как зависимость от плотности жертвы, так и предпочтение при хищничестве приводят к более равномерному распределению жертв по обилию. Одно это не только повысит индекс разнообразия выборки, но и, по всей вероятности, приведет к увеличению числа попадающих в нее видов жертвы [167].

Таким образом, согласно гипотезе о воздействии хищничества, избирательное потребление доминантного или самого обильного вида может поддерживать относительно высокое видовое разнообразие в масштабах экологического времени. Здесь возможна также система с обратной связью, при которой новые внедряющиеся виды хищников существуют за счет вновь появляющихся видов жертвы [1]. Видообразование в масшта-

бах эволюционного времени также возможно на основе таких процессов, как отбор, зависящий от плотности, когда давление хищничества стимулирует разнообразие жертв, давая преимущество более редким формам над более обычными [168]. Хищничество может оказывать воздействие также на динамику и пространственное распределение популяции жертвы, что в свою очередь влияет на структуру и функции сообщества [302].

5.2. Взаимодействия между растением и растительноядным животным

Сказанное выше в равной мере относится и к взаимодействиям между растениями и растительноядными животными, причем большая часть данных, подтверждающих гипотезу о роли хищничества, связана именно с этими трофическими взаимодействиями. Некоторые экологи считают, что растительноядность играет первостепенную роль в организации растительных ассамблей, изменяя встречаемость видов с высокой конкурентоспособностью в некоторых типах растительности [169]. Кроме того, растительноядность рассматривают как важный фактор отбора при эволюции вторичного метаболизма и морфологических признаков растений [169]. Альтернативная точка зрения состоит в том, что Земля остается зеленой планетой потому, что в природных системах сильное выедание и истощение растений встречается нечасто, т. е. продуценты лимитируются не растительноядными животными, а конкуренцией за ресурсы [170]. По мнению Харпера [75], животное лишь в редких случаях считают важным фактором существования растений в природных ситуациях по той причине, что ранние, наиболее напряженные стадии, инвазии и происходившие в это время мощные взаимодействия между продуцентами и консументами уже завершились [75]. В качестве примера можно привести успешную борьбу с сорняком *Hypericum perforatum*, некогда доминировавшим в Калифорнии, при помощи жука *Chrysolina quadrigemita*. Теперь эколог не смог бы установить, что именно *Chrysolina* удерживает плотность популяции *Hypericum* на ее нынешнем низком уровне и обеспечивает тем самым высокое видовое богатство пастбищных растений [138].

5.2.1. Наземные системы

Сильная дефолиация растений, обладающих высокой конкурентоспособностью, может воздействовать на ассамблеи растений так же, как и потребление хищниками наиболее конкурентоспособных видов жертвы у животных. Как уже говорилось, полное уничтожение растений происходит редко и часто бывает неизбежным (например, налеты саранчи). Однако растительно-

ядные животные могут влиять на относительную приспособленность конкурирующих видов путем совсем незначительного их повреждения, т. е. вызывать изменение сообщества косвенным способом [171, 172].

Воздействия выпаса на урожай надземных частей растений непредсказуемы, но он может изменить конкурентное равновесие между поедаемым растением и другими видами. Стравливание надземных частей растений обычно приводит также к значительным потерям их подземной массы [172], что должно повлиять на корневую конкуренцию и на доступность минеральных веществ и воды. Следует полагать, что к таким же результатам приведет и поедание подземных частей растений. Выпас может привести также к уменьшению числа семян (особенно при конкуренции за свет [169]) и к снижению их веса (например, у однолетних культур, травянистых многолетников и деревьев [169, 173]). Это может понизить конкурентоспособность следующего поколения, так как не исключено, что проростки, появившиеся из мелких семян, окажутся в невыгодном положении. Кроме того, влияние выпаса, по-видимому, усилится или

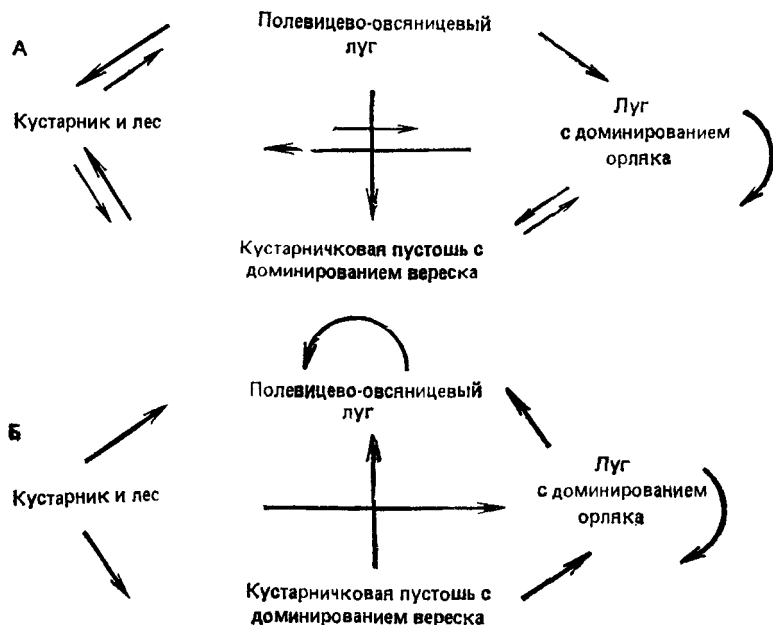


Рис. 5.1. Сукцессионные взаимоотношения между типами растительности на хорошо дренируемых кислых почвах водоразделов Великобритании при низкой или незначительной (А) и при сильной пастбищной нагрузке (Б). Жирными стрелками показаны обычные последовательности, а тонкими — более редкие [4].

вообще проявится, если растение уже испытывает какое-нибудь другое стрессовое воздействие [172]. Возможно, например, что высокое разнообразие растений в открытых сообществах на закрепленных дюнах обусловлено сочетанием их выедания кроликами и низким содержанием в почве питательных веществ [174].

Самые полные сведения о влиянии растительноядных животных на ассамблеи растений можно найти в литературе по биологическим методам борьбы с сорняками и по содержанию интродуцированных млекопитающих на искусственных лугах (см. [75]). Избирательное стравливание овцами и козами и — в меньшей степени — коровами и лошадьми может увеличить разнообразие растений в результате сокращения численности доминантных видов. Майлс [4] описывает луга как превосходный пример растительности, которая во многих случаях контролируется или даже создается выпасом. Согласно общему мнению, растительноядные животные увеличивают разнообразие растений, нарушая процесс сукцессии путем создания микропространственной мозаики серийных стадий или предотвращения конкурентного доминирования нескольких климаксовых видов [175]. Так, выпас, по-видимому, нарушает сукцессионные взаимоотношения между четырьмя преобладающими типами растительности на кислых водораздельных почвах Британских островов [4]. При низкой пастбищной нагрузке все сообщества возвращаются к лесной стадии, а при достаточно высокой — переходят в луга (рис. 5.1).

5.2.2. Водные системы

Воздействие растительноядных животных на некоторые водные сообщества было продемонстрировано в ряде экспериментов с удалением или переносом видов. Такие эксперименты показали, например, что виды водорослей, обитающие на ровном песчаном дне, способны вытеснить виды, растущие на склоне кораллового рифа, однако различия между ассамблеями водорослей в этих двух местообитаниях поддерживаются растительноядными рыбами, которые избирательно питаются видами ровных песчаных участков, колонизирующими склон рифа [176].

На растительный покров в целом и видовой состав эфемерных водорослей приливно-отливной зоны могут влиять растительноядные личинки двукрылых и крабы [177], а особенно сильно — морские ежи. Если удалить морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus*, то развивается пышное растительное сообщество, в котором доминируют крупные бурые водоросли, а при избирательном выедании этим видом самых конкурентоспособных бентосных водорослей возникает более разнообразная флора, устойчивая к растительноядным [178]. Положение

осложняется в присутствии хищника — калана *Enhydra lutris*. Каланы эффективно регулируют численность популяций морских ежей, что делает возможным образование зарослей бурых водорослей. Если охотники уничтожают каланов, в сообществе возникает «каскадный эффект» — морские ежи снова размножаются и изменяют состав растительной ассамблеи [179]. Аналогичный «каскад» описан для ряда районов Канады, где растительность регулируется омарами [178], и для побережья Чили, где это делает человек [306].

5.2.3. Уничтожение семян и плодов растений

Некоторые первичные консументы потенциально способны изменять или регулировать видовой состав растительных ассамблей, поедая не растение как таковое, а семена и плоды [171]. Как показывают эксперименты с удалением отдельных видов, уничтожение семян муравьями или грызунами усиливает видовое разнообразие в экосистемах пустыни [64]. Муравьи потребляют семена в зависимости от частоты их встречаемости, тогда как грызуны избирательно поедают крупные семена доминантных видов, составляющих основную часть биомассы растений и вытесняющих виды с более мелкими семенами. Некоторые авторы высказывали также мнение, что семеноядные виды, возможно, обуславливают высокое разнообразие деревьев в тропических лесах [171]. Проростки некоторых тропических видов чаще встречаются под деревьями других видов, а не под родительскими деревьями, где видоспецифичных семеноядов особенно много [180]. Если допустить существование некоего верхнего предела обилия каждого вида, то повышенная вероятность замены данного дерева после его гибели деревом другого вида приведет к увеличению видового разнообразия [137]. В пользу этой гипотезы свидетельствуют некоторые косвенные данные. Некоторые авторы [180] считают, что одновременное образование больших количеств семян может полностью удовлетворить потребности семеноядных животных, что в свою очередь приведет к постепенному усилению межвидовой конкуренции и возможному исключению отдельных видов. Таким образом, уменьшение видового разнообразия вдоль градиента «тропики без смены времен года — тропики с чередованием разных сезонов — умеренные зоны» объясняется менее эффективным поеданием семян, вследствие все большего обеспечения ими консументов. Это в конечном итоге приводит к доминированию одного вида, например, в сосновых лесах сибирской тайги, где плотность *Pinus cembra*, вероятно, определяется внутривидовой конкуренцией. Другим доводом служат безуспешные попытки создания густых насаждений гевеи в ее естественных местообитаниях в бассейне Амазонки, хотя в Малайе, где природные

враги этого растения отсутствуют, такие плантации успешно эксплуатируются [10]. Однако в опубликованной недавно работе Коннелла (см. гл. 8) высказываются сомнения относительно того, что этот механизм носит всеобщий характер.

5.2.4. Побочные последствия выпаса

Выпас может также влиять на видовое разнообразие растений, создавая или усиливая неоднородность условий в пределах данного местообитания. Так, например, большие массы экскрементов могут: а) частично или полностью лишить растения света; б) создать локальные нарушения питательного режима; в) изменить характер выпаса вокруг данного участка; г) создать «островков», доступный для колонизации новыми видами [75]. Аналогичные островки нарушенной среды могут создавать мелкие животные, например кролики, устраивая свои уборные, или кроты, выбрасывая землю при сооружении нор. Интенсивное выедание растений кроликами может привести к обнажению большей, чем обычно, доли поверхности почвы, что усиливает ее морозное вспучивание и ветровую эрозию, препятствуя стабилизации почвенного покрова или замедляя ее, а тем самым задерживая сукцессию [181]. Занос патогенных организмов в сочетании с выеданием также может привести к нарушению равновесия между конкурирующими видами растений [171]. Наконец, разнообразию видов продуцентов может способствовать повышение скорости возобновления ресурсов, несколько снижающее их ограниченность. Одним из примеров служит быстрое возвращение в круговорот необходимых растениям питательных веществ в результате питания и дефекации зоопланктона.

5.3. Взаимодействия хищник—жертва

Имеется немало данных, особенно из области биологических методов борьбы, свидетельствующих о способности хищников сократить популяцию жертвы до уровня, который ниже емкости среды [10, 83]. Подобное же действие могут оказывать некоторые паразиты, в частности паразитоиды насекомых. Этот вопрос подробно рассмотрен Моссом и др. [182]. Нас же интересует здесь не воздействие определенного хищника на популяцию жертвы как таковую, а возможное влияние взаимодействия между ними на остальное сообщество. Хищник изымает из сообщества особей жертвы и тем самым высвобождает ресурсы, делая их доступными для других видов. Паразит может оказывать косвенное воздействие, понижая способность зараженных животных успешно конкурировать за имеющиеся ресурсы

[183]. Таким же образом могут действовать и паразиты растений.

Типы гильдийной структуры у листоядных насекомых сходны с наблюдающимися в других группах, однако их возникновение, по-видимому, связано не с конкуренцией, а с другими причинами [124]. Первые исследователи, занимавшиеся этим вопросом, считали, что у таких растительноядных организмов численность популяций должна ограничиваться хищниками, поскольку им доступно огромное количество растений и при удалении хищников численность жертв возрастает [10, 170]. Такое хищничество могло бы вести к высокому видовому разнообразию растительноядных, высвобождая ресурсы для дополнительных видов. Однако пища не обязательно бывает сверхобильной, особенно для растительноядных насекомых — ввиду содержания в растениях вторичных метаболитов и их низкой питательной ценности [184]. Таким образом, низкие плотности популяций не всегда будут приводить к высокому видовому разнообразию. И все же хищники и паразитоиды считаются одним из важных факторов, помогающих объяснить видовое разнообразие растительноядных насекомых [124, 184—186].

Большая часть данных в пользу гипотезы о роли хищничества в возникновении видового разнообразия у животных получена в результате изучения зоопланктона и сообществ приливно-отливной зоны. Видовое богатство экспериментальных сообществ, содержащих планктонных ракообразных, питающихся фитопланктоном, резко изменяется при введении в них рыб [187]. Избирательное уничтожение хищными рыбами доминирующих растительноядных рачков *Ceriodaphnia* привело к повышению численности популяций большинства постоянных членов сообщества, особенно мелких ветвистоусых рачков, и создало возможность для успешной инвазии молодежи трех видов «колониистов». Избирательное выедание рыбами и хвостатыми амфибиями крупных зоопланктонных видов хорошо отражено в литературе [178, 188] — оно обычно ведет к увеличению числа более мелких видов. К аналогичным результатам приводит выедание крупных планктонных организмов такими хищными ракообразными, как мизиды [189].

Несомненно, самые впечатляющие данные получены при изучении сообществ приливно-отливной зоны, где главный лимитирующий ресурс — пространство. В своих классических экспериментах Пейн [190] удалял морских звезд *Pisaster* из нескольких участков залива Макко-Бей (шт. Вашингтон); это привело к сокращению числа обитающих там видов с 15 до 8 и к доминированию в конкуренции за пространство мидии *Mytilus californianus* — излюбленной жертвы *Pisaster* (рис. 5.2). Это резкое изменение произошло несмотря на



Рис. 5.2. Трофические взаимосвязи в пищевой подсети залива Макко-Бей (шт. Вашингтон) Жирной стрелкой показано сильное взаимодействие [190].

присутствие других видов хищников. Удаление морской звезды *Stichaster australis* из приливно-отливной зоны у берегов Новой Зеландии быстро привело к доминированию двустворчатого моллюска *Perna* и исключению 19 других видов [178]. Полагают также, что морская звезда «терновый венец» (*Acanthaster*) способствует повышению разнообразия сообществ коралловых рифов на тихоокеанском побережье Центральной Америки, избирательно выедая наиболее конкурентоспособные коралловые полипы *Porcillopora* [191]. Подобным же образом экспериментальное исключение рыб из систем с искусственными субстратами привело к доминированию двух видов колоннальных асцидий, которые обычно избирательно выедаются, давая возможность широкому кругу беспозвоночных заселить данное местообитание [192]. Во всех этих исследованиях избирательное хищничество снижает конкуренцию на нижних трофических уровнях, препятствуя доминантным конкурентам монополизировать пространство и поддерживая таким образом высокое видовое разнообразие. Хищников, которые действуют таким образом, называют иногда ключевыми хищниками [9].

5.4. Снижение видового разнообразия сообщества под влиянием хищничества

Хищничество не всегда ведет к повышению разнообразия на нижних трофических уровнях. Хотя хищники могут понизить плотность популяции жертвы, теоретически это необязательно должно привести к меньшему потреблению жертвой данного ресурса — условие, необходимое для повышения видового разнообразия. В самом деле, ослабление внутривидовой конкуренции может стимулировать активность вида и его размножение, что повлечет за собой повышенное использование ресурса. Как уже говорилось, растительность может привести к значительным изменениям в любую сторону отношения корни/побеги и активности корней. Это может повлиять на степень конкуренции между побегами за свет или между корнями — за пи-

тательные вещества, что в свою очередь понизит или повысит разнообразие растительности [172]. Обилие консументов, предпочтение ими определенных видов растений и различная встречаемость последних также могут влиять на результат выедания [185]. Например, там, где доминантный вид несъедобен, выедание просто усиливает его доминирование и еще больше снижает разнообразие [75].

За исключением некоторых взаимодействий между растениями и растительноядными животными, низкое давление хищничества, по-видимому не оказывает влияния на разнообразие сообщества; это было показано на примере роли хищных брюхоногих моллюсков *Thais* в сообществах приливно-отливной зоны [1, 190, 302]. Точно так же, в тех случаях, когда предпочитаемая жертва встречается редко или субдоминантна, удаление хищника не оказывает существенного воздействия на сообщество [178, 189]. Таких хищников можно назвать «слабо взаимодействующими».

Теоретически в моделях «один хищник — две жертвы» эквивалентное выедание (отсутствие предпочтения того или иного вида жертвы) может повлиять на конкурентное сосуществование видов-жертв лишь в тех местах, где уже существует потенциально устойчивое равновесие [28, 166]. Разнообразие может возрасти только в таких условиях, когда у видов с меньшей конкурентоспособностью скорость роста популяции выше, чем у доминантов. Это позволяет понять ситуацию, когда равномерное выедание ведет к увеличению видового разнообразия растений там, где большее число видов, прошедших отбор на быстрое размножение, сосуществует с видами, эволюция которых направлена на повышение конкурентоспособности [166]. Однако отсутствие предпочтения в сочетании с интенсивным давлением хищничества обычно ведет к понижению разнообразия в сообществе; например, при выедании ассамблеи простейших личинками комаров в саррацении [193], воздействии интродукции клариевого сома (*Clarias gariepinus*) на разнообразие бентосных беспозвоночных в искусственных водоемах [188], выедании литториной микроскопических водорослей в приливно-отливной зоне [303].

Хищничество на одном трофическом уровне может также привести к «каскадным» эффектам на других уровнях, в результате чего разнообразие сообщества в целом понизится. Это уже было показано на примере системы каланы — морские ежи — водоросли приливно-отливной зоны; еще более наглядный пример был получен при интродукции хищной рыбы *Cichla arcularis* в озеро Гатун (Панамский канал). Этот питающийся только рыбой хищник резко сократил здесь естественную ихтиофауну, в том числе популяцию *Melaniris* — ключевого

вида в пищевой сети озера. Это повлекло за собой резкие изменения на трофических уровнях продуцентов, растительных и третичных консументов (рис. 5.3).

Наконец, хищничество оказывает влияние на разнообразие сообщества только при сильных конкурентных взаимодействиях на нижних трофических уровнях. В сообществе, где нет таких взаимодействий, хищничество вряд ли может служить главным организующим фактором. Например, исключение из речных местообитаний такого заметного верховного хищника, как форель (*Salmo trutta*), не оказывало влияния ни на численность

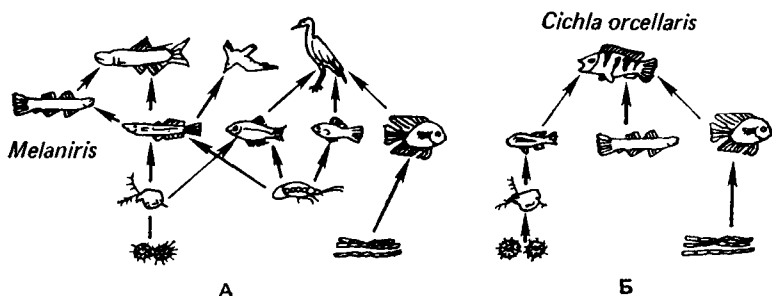


Рис. 5.3. Обобщенные пищевые сети обитающих в оз. Гатун популяций до (А) и после (Б) интродукции питающейся рыбой *Cichla orcellaris* [291].

популяций видов-жертв, ни на состав сообщества [194]. Это обусловлено либо отсутствием конкурентного доминирования среди жертв, либо тем, что верховный хищник по той или иной причине неспособен к сильному взаимодействию.

5.5. Заключение

Фактические данные, подтверждающие гипотезу о роли хищничества в создании видового разнообразия, довольно ограничены и относятся главным образом к сообществам, в которых разделение пространства происходит лишь по двум измерениям. Поэтому смелые заявления о том, что хищничество играет такую же важную роль в регуляции видового богатства и организации сообщества, как и конкуренция, не находят подтверждения (см., например, [83]). Действительно, попытки применения гипотезы о роли хищничества к сообществам морского бентоса в рыхлых осадках оказались безуспешными, а на основании экспериментальных исследований создается впечатление, что оно на самом деле ведет к меньшему видовому разнообразию, чем другие взаимодействия [304]. В сущности для того, чтобы хищничество могло привести к высокому разнообразию сообщества, необходим целый ряд предпосылок,

1. Важнейшее значение имеет наличие у хищника определенных предпочтений.

2. Столь же важно наличие сильных и асимметричных перекрестных конкурентных взаимосвязей на нижних трофических уровнях пищевой сети. Влияние верховных хищников в сообществах приливо-отливной зоны обусловлено тем, что хищник

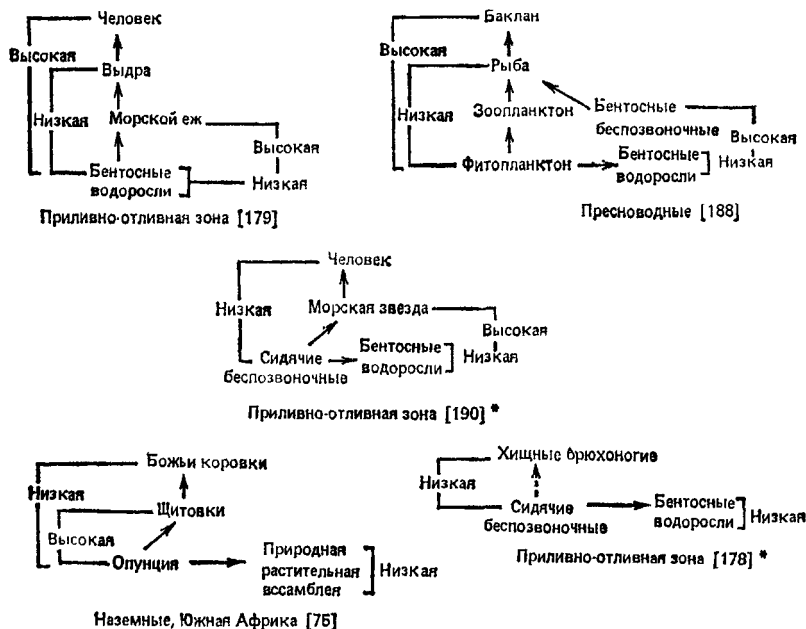


Рис. 5.4 Изменения разнообразия и сложности (низкая или высокая степень) при различном числе взаимодействующих уровней. Стрелками показано направление взаимодействий; сплошными стрелками — сильные взаимодействия, а пунктирной — слабые. Сидячие беспозвоночные и бентосные водоросли отнесены к одному и тому же уровню, так как они конкурируют за пространство. Цифры в скобках — ссылки на литературу.

играет ключевую роль в регуляции численности своей предпочитаемой жертвы, которая в свою очередь доминирует в межвидовой конкуренции на нижнем трофическом уровне (т. е. оба способны к сильному взаимодействию). Эти перекрестные связи между видами-жертвами приводят к тому, что изменения обилия хищников отражаются на перераспределении лимитирующего ресурса — пространства — и обуславливают резко выраженный каскад последствий, возникающих при вмешательстве в сообщество [178].

3. Сказанное выше предполагает, что ресурсы высвобождаются под действием хищника и могут обеспечить существование

новых видов или более многочисленных популяций уже присутствующих видов.

4. Важное значение имеет интенсивность хищничества. Только в том случае, если обратная связь между хищником и предпочитаемой им доминантной жертвой достаточно сильна, хищничество может поддерживать разнообразие сообщества, несмотря на происходящие пертурбации [75, 167]. Низкая интенсивность хищничества обычно оказывает действие только в сочетании с другими формами стресса. Так, например, сочетания поражения нематодами и межвидовой конкуренции достаточно для того, чтобы понизить конкурентное преимущество овса и сделать возможным сосуществование с ним ячменя (см. [172]). Подобным же образом разнообразие листоядных насекомых объясняют совместным действием хищничества, паразитизма, распространения растений, их биохимических особенностей и флуктуациями погоды [124]. Однако интенсивное хищничество может вести и к уменьшению видового богатства; на основании ограниченного количества данных о взаимодействиях между растительноядными животными и растениями можно полагать, что разнообразие видов достигает максимума при умеренном стравливании (т. е. кривая зависимости между интенсивностью выедания и видовым богатством имеет горб [295, 305]).

5. Для поддержания высокого видового разнообразия контролирующий фактор должен не только стать главным регулятором численности доминантного вида-жертвы, но и сам должен регулироваться наличием жертвы и не лимитироваться собственными хищниками. Если же такое лимитирование происходит, то хищничество на этом высоком уровне приведет к уменьшению разнообразия на более низких уровнях в результате каскадных эффектов. Для успешной биологической борьбы с сорняками также необходимо, чтобы растительноядные животные не подвергались давлению собственных хищников [75]. Вырисовывается некая закономерность: четное число сильно взаимодействующих между собой уровней ведет к большему разнообразию и сложности, а нечетное — к доминированию и простоте (рис. 5.4). Остается, однако, установить, носит ли эта закономерность всеобщий характер.

ГЛАВА 6

Конкуренция и хищничество — комплементарность этих гипотез

6.1. Спорные моменты

Значение адаптации к физическим факторам в регуляции распространения и обилия видов на обширных географических территориях не вызывает сомнений. Однако в большинстве случаев непосредственные границы видовых ареалов устанавливаются скорее биотическими факторами. Принято считать, что среди биотических воздействий главную роль играет конкуренция между видами, находящимися на одном и том же трофическом уровне, но до совсем недавнего времени соответствующие данные, собранные в природе, были по большей части косвенными, основанными на наблюдаемом прерывистом распространении и различиях в использовании ресурсов при симпатрии и аллопатрии. Значение таких данных можно оспаривать, поскольку различия, наблюдаемые, например, в случаях сдвига ниш и смещения признаков, могли возникнуть не из-за наличия или отсутствия в сравниваемых областях близких видов, а по каким-то иным причинам. Это заставило некоторых исследователей усомниться в доминирующей роли конкуренции в регуляции видового разнообразия (см., например, [83]) и выдвинуть в качестве альтернативных регуляторных механизмов биотические взаимодействия между трофическими уровнями (главным образом хищничество и растительность). Однако многочисленные доказательства сдвига ниш, успехи экспериментов с вмешательством в природные сообщества и большое количество собранных в последние годы данных, демонстрирующих как количественные, так и качественные эффекты конкуренции, ясно показывают, что эти сомнения в целом мало обоснованы. (Аналогичные теоретические рассуждения см. [301].)

В некоторых случаях, когда конкуренцию не удается наблюдать регулярно, изо дня в день, она тем не менее может играть существенную роль. Активное избегание межвидовой конкуренции само по себе подразумевает, что она происходила когда-то в прошлом, так что виды взаимно адаптировались и

продолжают держаться обособленно [9, 44]. Кроме того, слабых конкурентов обычно наблюдать не удается, поскольку они будут быстро удаляться из системы в результате конкурентного исключения, особенно если речь идет о таких мелких организмах с короткой продолжительностью жизни, как насекомые и однолетние растения. Это объяснение приемлемо лишь в случае коэволюции конкурентов. Коннелл [195] возражает против такого объяснения, полагая, что конкуренты не зависят один от другого и поэтому не нуждаются в обязательном сосуществовании или коэволюции, особенно при возрастании числа видов и их относительного обилия. Таким образом, более вероятно, что эволюция любых различий происходит в изоляции. Сосуществование видов возможно благодаря тому, что в их экологии уже имеются подобные различия; такая точка зрения подтверждается в случае листоядных насекомых [124]. Однако этот аргумент также неубедителен (см., например, [301]). Доказать, что два вида эволюционировали совместно так же трудно, как и доказать, что этого не происходило, поэтому такой подход ничего не дает. Кроме того, оспаривать на этой основе важную роль конкуренции в островных сообществах нельзя, поскольку материк, с которого идет колонизация, обычно бывает известен и экологию островных и материковых популяций можно сравнивать непосредственно.

Противоположная точка зрения состоит в том, что колы скоро хищники зависят от своих жертв, эволюция тех и других должна протекать совместно, а поэтому главным фактором, определяющим организацию сообщества, должно быть хищничество, как это и сформулировано в соответствующей гипотезе [195]. Однако воздействия хищников гораздо более непосредственны, чем влияние конкуренции, так что слабые или чувствительные фенотипы и генотипы, по всей вероятности, очень быстро устраняются из популяции данного вида. Это выразится в быстрых эволюционных изменениях, ведущих к адаптациям, которые позволяют жертве сосуществовать с хищником. Адаптации, связанные с морфологическими (шипы, стрекательные клетки, маскировка), химическими (неприятный вкус, яды, таннины, алкалоиды и т. п.) и поведенческими (агрессивная защита, размеры, использование убежищ) признаками,— широко распространенные и важные особенности взаимодействий между хищником и жертвой. Гипотеза о роли хищничества уместна в тех случаях, когда его уровень достаточно высок, для того чтобы понизить численность популяции доминантного конкурента. Поэтому адаптации, создающие защиту против хищника, должны смягчать его воздействие, сводя тем самым влияние хищничества на структуру сообщества к более низкому уровню, чем это полагают некоторые авторы (см. также [302]).

6.2. Взаимодействия между конкуренцией и хищничеством

Для того чтобы продемонстрировать, что различия между видами вызываются конкуренцией, необходимо показать, что эти различия больше, чем того требуют другие простые факторы. Например, экологические различия между растительноядными насекомыми дают им возможность избегать хищников и паразитов, нападающих на их соседей [124]. Отбор, зависящий от частоты встречаемости, также может вести к возникновению фенотипических различий и помогать редко встречающейся жертве избегать хищников. На протяжении эволюционного времени это могло привести к видообразованию и разделению ресурсов. Возможно также сильное давление отбора на консумента, способствующее быстрому усвоению им энергии потребляемой пищи, что не только повышает конкурентоспособность, но и снижает вероятность поедания его самого. Хищники могут усилить таким образом отбор на эффективность питания, в том числе на специализацию к определенным ресурсам. При этом могут возникнуть трудности в отделении различий, относящихся к разделению ресурсов, от различий, связанных с избеганием хищников [136].

Это взаимодействие хищничества и конкуренции было продемонстрировано теоретически [165]. Минимальное расстояние между нишами двух видов на непрерывном градиенте какого-либо ресурса определяется совместно уровнем давления хищников и эксцессом функций конкуренции (непосредственное отражение формы кривых использования ресурсов). Расстояние между нишами может уменьшаться с усилением давления хищничества и(или) по мере того как эксцесс функций конкуренции поднимается выше нормального (рис. 8.1, Д).

Выпас оказывает влияние на растения только в том случае, если он накладывается на какое-нибудь другое стрессовое взаимодействие (см. гл. 5), и исход конкуренции между видами растений в некоторых условиях удастся объяснить только при учете происходящего одновременно выедания растений беспозвоночными [172, 175]. Подобным же образом каскадные эффекты и влияние взаимоотношений между хищниками и растительноядными в сообществах приливно-отливной зоны можно объяснить только сильными перекрестными конкурентными связями на нижних трофических уровнях.

6.3. Классификация

На основании предшествующего обсуждения можно предположить, что между гипотезами о роли конкуренции и о роли

растительноядных организмов, а с увеличением широты главная роль постепенно переходит к конкуренции. Известно, что доля хищных видов также относительно выше в некоторых различных по характеру ситуациях [190].

В этой схеме не учитывается то обстоятельство, что в благоприятных средах межвидовая конкуренция среди хищников, вероятно возрастает, а это может ослабить их влияние на популяции жертв. С энергетической точки зрения большее разнообразие видов-жертв может обеспечить существование большего числа хищников. Это могло бы означать, что относительное влияние хищничества на доминантные по конкурентоспособности виды не больше, чем на любые другие виды жертвы. Само хищничество также может стать умеренным в сложных средах, примером которых служат тропики. В простых средах хищникам легко найти жертву, поэтому они, несомненно, могли бы контролировать видовое разнообразие [28]. При увеличении сложности среды находить виды жертвы становится трудно в связи с обилием убежищ, и трофическая эффективность хищника, по-видимому, понижается. Это можно продемонстрировать с помощью графика, описывающего изменение числа жертв, подвергшихся нападению одного конкретного хищника за определенный отрезок времени как результат изменения плотности популяции жертвы. В простых средах обычно наблюдается зависимость типа II [52], описываемая выпуклой кривой, выходящей на плато (рис. 6.2, А). В сложных средах часто наблюдается зависимость типа III [197], описываемая S-образной кривой (рис. 6.2, Б). Эксперименты с вмешательством в природные сообщества показали, что увеличение структурной сложности

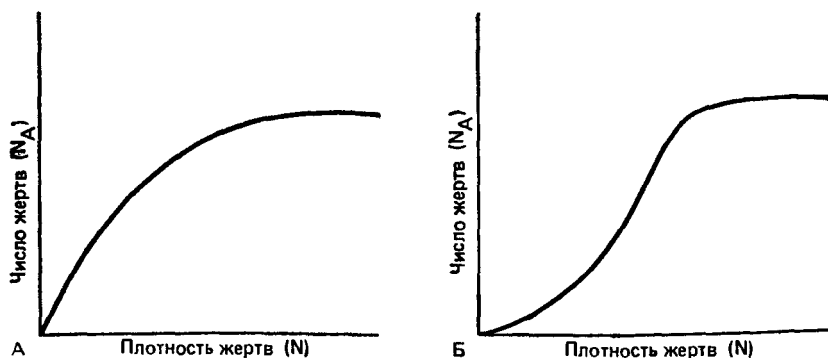


Рис. 6.2. Два типа графиков, отражающих изменение числа особей жертвы, подвергающихся нападению со стороны одного хищника в единицу времени (N_A), по мере изменения первоначальной плотности популяции жертвы (N). А. Тип II. Б. Тип III.

сти среды может ослабить влияние хищничества на конкурентного доминанта в ассамблеях сидячих морских беспозвоночных [192] или понизить его опасность для пустынных грызунов [198]. Подобным же образом постепенное увеличение сложности среды может изменить зависимость хищных личинок ручейника *Plectonemia conspersa* от жертвы с типа II на тип III ([199], личное наблюдение). Сложные по своей структуре ландшафты со многими микроэкотопами могут предоставить условия для сосуществования гораздо большего числа видов скорее в результате вызванного конкуренцией отбора на местообитание, чем в результате усиления влияния хищников.

6.3.2. Трофический статус

Более удовлетворительный подход к классификации основан на трофическом статусе и общих размерах [1, 136, 170]. Конкуренция может регулировать число видов в гильдии только в том случае, если популяции соответствуют емкости среды или близки к ней. Мендж и Сатерленд [1] считают, что это касается

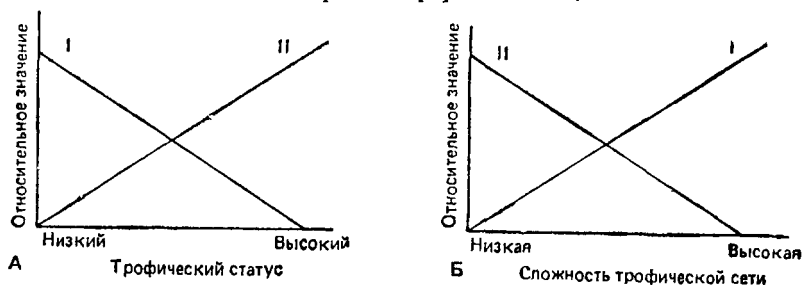


Рис. 6.3 Качественные модели относительного значения для взаимодействий внутри гильдии (А) и между гильдиями (Б) межвидовой конкуренции (I) и хищничества (II) как факторов, организующих и поддерживающих разнообразие в сообществах [1].

животных, имеющих высокий трофический статус, которые мало зависят от флуктуаций среды (например, гомойотермные животные), проявляют заботу о потомстве и не подвергаются нападению хищников. В частности, у самих крупных хищников наблюдаются классические примеры разделения ресурсов [136]. В отличие от этого, для гильдий, имеющих более низкий трофический статус, например растительноядных и мелких животных, более вероятна регуляция видового разнообразия хищниками (рис. 6.3, А). Имеются некоторые данные в пользу того, что среди мелких животных конкуренция выражена слабее, чем среди крупных [296, 297].

Хейрстон и др [170] придерживаются другого мнения, полагая, что конкуренция происходит среди плотоядных, проду-

центов и редуцентов, но не среди строго растительноядных животных (т. е. кривая конкуренции на рис. 6.3, А должна быть U-образной). Эта тенденция была продемонстрирована для пресноводных и наземных [296], но в очень слабой степени — для морских видов (на изучении которых основана другая модель).

Существует также точка зрения, согласно которой в сообществах с небольшим числом трофических уровней конкуренция должна быть самым важным всеобщим организующим фактором [1], однако по мере увеличения числа трофических уровней и числа видов начинает относительно возрастать роль хищничества (рис. 6.3, Б). В качестве общего правила это положение гораздо менее приемлемо и не только в свете того, что было изложено в предыдущем разделе, но и потому, что хищничество может увеличить или уменьшить разнообразие сообщества в зависимости от числа взаимодействующих трофических уровней (см. гл. 5).

6.4. Заключение

Несмотря на то что разногласия по вопросу об относительном значении конкуренции и хищничества в ассамблеях животных, очевидно, остаются неразрешенными, среди экологов растений достигнуто, по-видимому, некоторое единство мнений. Растительноядные позвоночные в некоторых случаях могут определять физиономические черты растительности, но влияние большинства растительноядных, в особенности насекомых, скорее всего ограничивается их воздействием на популяцию какого-либо одного вида [4, 170]. Поэтому для большинства растительных систем лимитирующим фактором служат, вероятно, ресурсы [75, 295]. Таким образом, межвидовая конкуренция представляется главной движущей силой, определяющей распространение и обилие растений, но направление, в котором она действует, может до некоторой степени зависеть от растительноядного животного [172]. Хищники увеличивают доступность ресурсов, снижая активность доминантного консумента. Нередко упускают из виду, что если такое регулируемое хищниками сообщество, еще не насыщено видами, оно может стать насыщенным особями, т. е. многие ресурсы, высвободившиеся в результате сокращения численности доминантного конкурента, будут потребляться другими видами сообщества. Таким образом, несмотря на активность хищников, ресурсы будут использоваться в полной мере, конкуренция между сосуществующими видами будет продолжаться, и именно эта конкуренция останется главным фактором, контролирующим на данной стадии разнообразие видов, их относительное обилие и использование ими

ресурсов. При некоторых обстоятельствах хищничество может изменить число сосуществующих видов, но такие сообщества открыты для новых видов не постоянно: достигается некий предел, когда ресурсы снова используются полностью. Даже если хищники удерживают численность всех видов на низком уровне, быстро переключаясь с одной жертвы на другую, высвобождающиеся ресурсы дают сообществу пополняться новыми видами только до тех пор, пока потребление ресурсов не достигло своего предела. При этом использование ресурсов и обилие видов снова будут регулироваться конкуренцией.

Конкуренцию принято считать главным организующим фактором сообщества как по причине ее воздействия на размеры ниши, так и на основе определения ниши, данного Хатчинсоном [195]. Это в известной мере вводит в заблуждение, поскольку альтернативным механизмом потенциально может быть и хищничество. Однако хищничеству нельзя отводить главную роль ни в непосредственном определении видового состава (в пользу этого данных очень мало), ни в предотвращении конкурентного исключения (соответствующие данные относятся главным образом к низшим трофическим уровням и к регуляции разнообразия среди сидячих организмов, конкурирующих за пространство). Возможно, что в некоторых случаях хищничество служит фактором, непосредственно регулирующим видовое богатство, но конечным механизмом, создающим структуру сообщества, все же остается конкуренция. Даже в самых эффектных примерах регуляции видового богатства хищниками, а именно в сообществах приливо-отливной зоны, влияние хищничества просто накладывается на основу, созданную конкурентными взаимоотношениями среди жертв.

ГЛАВА 7

Насыщение сообществ

Увеличение числа измерений ниши, дифференциальное перекрытие ниш, а иногда и хищничество — все это ведет к снижению конкуренции, а следовательно может обеспечить сосуществование большего числа видов, чем было бы возможно в иных условиях. Уиттейкер [11] развил эту идею, высказав мнение, что новые виды, пополняющие сообщество, сами становятся ресурсами и расширяют спектр ресурсов для других видов. Прибавление новых видов к сообществу представляет собой, таким образом, самонарастающий эволюционный процесс — разнообразие порождает разнообразие. Для подкрепления этой точки зрения можно воспользоваться традиционными представлениями о том, что разнообразие ведет к стабильности, а следовательно к снижению вымирания (см., однако, гл. 10). Уровень видового разнообразия обладает, таким образом, положительной обратной связью: чем больше видов, тем ниже скорость вымирания и тем быстрее возрастает разнообразие.

Подобный ход рассуждений логичен, однако при этом неизбежно должен существовать какой-то предел ввиду ограниченности мировых запасов энергии и питательных веществ, а также потому, что каждый вид должен состоять по крайней мере из одной особи [200]. Если большинство видов достаточно сильно конкурирует или конкурировало в прошлом со сходными видами и если существуют пределы, ограничивающие суммарное пространство ниш, ширину ниши и допустимое перекрытие, то можно предсказать, что число видов, существование которых может обеспечить данная область, ограничено. Поскольку в конечном счете видовое богатство, по-видимому, контролируется конкуренцией, можно ожидать, что существуют сообщества, достигшие такого насыщения и стабильного разнообразия. Насыщение видами было предсказано также на основе

теории, созданной для описания видового разнообразия на островах, но перенесенной затем на континентальные «острова» и материковые территории.

Можно ли указать максимальное число различных видов, способных сосуществовать в пределах одной экологической системы? Ограниченные данные, которыми мы располагаем, позволяют считать, что некоторые сообщества и части других сообществ, возможно, и в самом деле насыщены видами.

7.1. Настоящие острова

Изучение регуляции видового разнообразия в сообществах лучше всего начинать с островных систем, поскольку в них эту регуляцию проследить легче всего и поэтому они стали объектом интенсивных исследований. В основе этих исследований лежит модель равновесия Мак-Артура и Уилсона (см. [28]), предполагающая, по сути дела, что биота острова находится в состоянии динамического равновесия между иммиграцией из видового фонда области, служащей источником заселения (эта иммиграция убывает с возрастанием видового разнообразия на острове вследствие истощения возможностей фонда поставлять новые виды) и вымиранием колонистов (которое усиливается по мере повышения плотности упаковки за счет новых видов). Если построить кривые зависимости чистых скоростей иммиграции и вымирания от числа видов, то точка пересечения этих кривых будет соответствовать равновесному числу видов (рис. 7.1, А). На самом деле изображаемые обычно на графике единичные четкие линии следовало бы «размыть», чтобы учесть все отдельные кривые, которые могли бы отражать различные последовательности появления и исчезновения видов. В результате получилась бы относительно большая область пересечения, соответствующая часто наблюдаемым отклонениям от равновесного числа видов [28]. С увеличением их числа конкуренция приводит к сокращению успешной иммиграции и усилению вымирания [201].

В настоящее время существование такого равновесия признается всеми. В ряде работ показано, что, когда в результате какого-либо стихийного бедствия или экспериментального вмешательства флора и фауна обедняются, число видов вновь увеличивается до свойственного им равновесного значения [201—203], а при образовании островов на месте перешейков или при сокращении размеров островов с поднятием уровня моря — уменьшается до этого значения [203]. Вопрос о том, является ли это равновесие динамическим, вызывает некоторые разногласия; предложена альтернативная модель видового разнообразия на островах, согласно которой одни виды обитают на

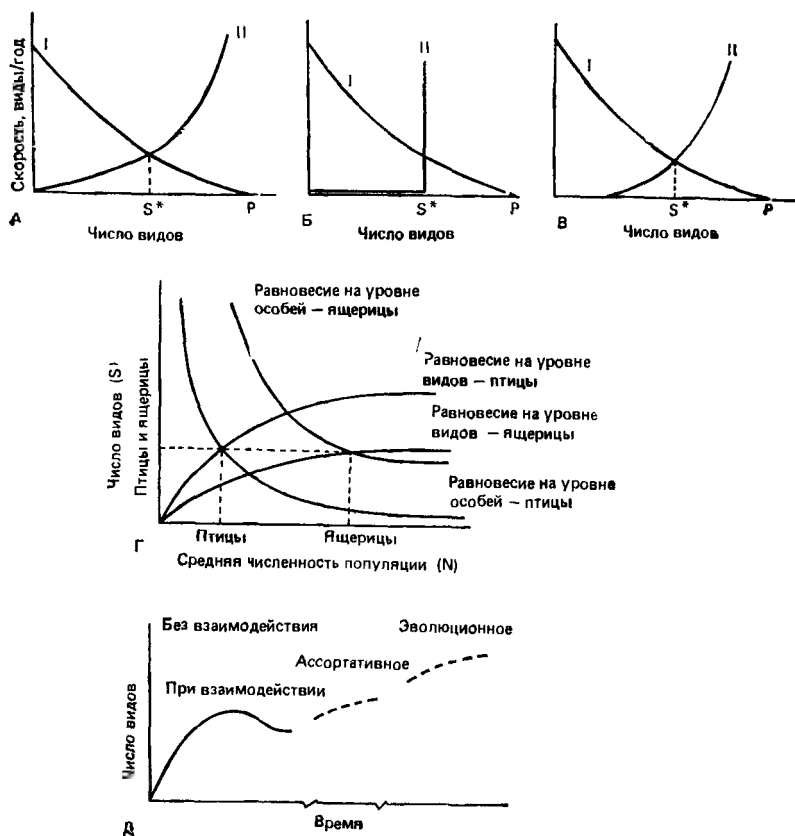


Рис. 7.1. Модели процесса колонизации островов материковыми видами. А. Равновесная модель Мак-Артура и Уилсона [28]. Б. Модель постоянных обитателей [203]. В. Комбинация моделей А и Б. [203]. Г. Модель, предсказывающая число видов (S) и среднюю величину популяций (N) для ящериц и птиц на мелких островах [204]. Д. Стадии колонизации островов материковыми видами [205]. S^* — равновесное число видов; P — величина видового фонда; I — кривая иммиграции II — кривая вымирания.

них постоянно (S^*) и скорость вымирания равна у них нулю, а другие — иммигранты — размножаться не могут и поэтому вымирают с бесконечно большой скоростью (рис. 7.1, Б). Равновесие при этом существует, но без обновления видов. Имеются некоторые данные о динамическом обновлении видов птиц [28, 203, 207] и насекомых [201] при равновесии, так что для тех случаев, когда на острове имеется «костяк» постоянных обитателей, а другие виды обновляются, наиболее верным может оказаться сочетание этих двух моделей (рис. 7.1, В). Кроме

того, происходит, по-видимому, ослабление относительного обновления (в процентах в год) от «низших» к «высшим» организмам с примерно линейной зависимостью между логарифмом обновления и логарифмом времени генерации [308]. При дальнейшей разработке модели равновесия в нее была введена третья ось — средняя величина популяции (N). Иммиграция и вымирание зависят от числа видов S , но иммиграция не зависит от N , а вымирание уменьшается с увеличением N [204]. Образующиеся в результате пересекающиеся поверхности дают кривую равновесного числа видов, которая, если спроектировать ее на плоскость $S-N$, будет указывать те комбинации S и N , при которых на острове устанавливается равновесие (рис. 7.1, Г). Эти предсказания подтвердились для птиц и ящериц на небольших островах.

За время процесса колонизации на островах на самом деле может смениться несколько стадий видового равновесия [28, 201, 205]. Некоторое исходное число видов может быстро колонизировать остров, в результате чего установится равновесие при отсутствии межвидового взаимодействия, или квази-равновесие (рис. 7.1, Д). Вслед за этим может произойти незначительное уменьшение числа видов во время стадии взаимодействия, что приведет к возникновению последовательностей коадаптированных групп, находящихся в состоянии равновесия, основанного на взаимодействии. (Такие изменения были продемонстрированы в экспериментах с сидячими водными организмами, колонизирующими искусственные острова [206, 207].) Дальнейшая коадаптация будет постепенно давать все более широкомасштабные ассортативные равновесия с более низкими скоростями обновления, а на протяжении эволюционного времени — равновесия еще более высоких порядков по мере приспособления видов, входящих в еще сильнее коадаптированные комплексы, ко все более узким нишам. Возрастание вероятности вымирания по мере сокращения величины популяций при дальнейшем сужении ниш, и лимитирующее сходство, определяемое конкурентными взаимодействиями, установят предел упаковки видов.

7.1.1. Зависимость между числом видов и площадью

Теория равновесия предсказывает, что главные факторы, регулирующие видовое богатство на островах — их изоляция и площадь. Согласно этой теории, на больших островах вблизи материка видовое богатство при равновесии должно быть больше, чем на более отдаленных мелких островах [28]. Сейчас нас интересует главным образом зависимость между числом видов на острове и его площадью; работ, доказывающих универсальность этой зависимости, очень много, и число их продолжает

расти. Эта зависимость обнаружена на многих природных островах [85] и продемонстрирована в экспериментах с искусственными островами [206, 207]. В одном из недавних обзоров приведено более ста примеров [208].

Для растений и животных, принадлежащих к самым разным таксономическим группам, зависимость между величиной острова (A) и числом видов (S) описывается степенной функцией

$$S = CA^Z,$$

где C — константа, а Z — тангенс угла наклона линии регрессии на графике $\log S / \log A$; значения Z чаще всего лежат в пределах 0,18—0,35 [203]. Таким образом, уменьшению площади в 10 раз соответствует сокращение равновесного числа видов вдвое. (Возможны и другие математические описания этого отношения [208].) Самостоятельное объяснение именно такой зависимости выдвинул Мэй [209]. Отношение число видов — площадь, основанное на логарифмически нормальном распределении обилия видов (см. гл. 9), и пропорциональность между числом особей и площадью острова [114] с хорошим приближением описываются приведенной выше функцией с тангенсом угла наклона $Z = 0,25$. Статистические артефакты, связанные с логарифмическими преобразованиями и методом линейной регрессии, могут быть причиной того, что большая часть значений Z лежит в указанных выше пределах — от 0,2 до 0,4 [208], но более тщательный теоретический анализ позволяет считать, что такие значения отражают реальные закономерности логарифмически нормального распределения [210]. Естественно, существуют некоторые разногласия по поводу правомерности того или иного статистического подхода, и, к сожалению, в большинстве исследований используется метод линейной регрессии. Если для аппроксимации степенной функции применять итерационную нелинейную регрессию, то таких статистических артефактов не возникает, и из обзора 36 примеров зависимостей число видов — площадь [84] следует, что в 27 случаях значения Z лежали между 0,15 и 0,39. Это говорит в пользу универсальности рассмотренной зависимости число видов — площадь и служит подтверждением теории Мэя. Тем не менее многие исследователи все еще считают, что Z не имеет особого биологического значения [309, 310].

7.1.2. Объяснения зависимости число видов — площадь

Не вызывает сомнений, что число видов на острове возрастает с увеличением его площади, и было выдвинуто несколько гипотез для объяснения этой зависимости.

а. Зависимости число видов — площадь отражают исключительно эффект взятия выборки: действительно, выборки, взятые

с больших площадей, существенно больше выборок, взятых с малых площадей, и поэтому первые содержат больше видов. Это объяснение было предложено для видов лишайников, обитающих на «островах», представленных валунами разного размера в приливно-отливной зоне [211], но оно отрицает значение популяционных процессов и разнообразия местообитаний.

б. Согласно гипотезе разнообразия местообитаний, по мере расширения изучаемой площади исследователь будет сталкиваться с новыми экотопами. На мелких островах совершенно отсутствуют некоторые местообитания, например озера, реки и луга [213], а в сложных местообитаниях кривые вымирания ниже [28]. Таким образом, увеличение разнообразия местообитаний должно вести к увеличению числа видов на островах, причем подобная положительная корреляция была подтверждена в ряде исследований [208, 214].

в. Гипотеза о значении площади, как таковой, вытекает из теории равновесия. На более крупных островах скорость иммиграции должна быть выше, чем на мелких, поскольку они представляют собой более крупную мишень [28] и могут обеспечить существование более многочисленных видовых популяций, скорость вымирания которых ниже. Виды, которым необходимы некие минимальные размеры территорий или жизнеспособной популяции, также могут быть ограничены большими островами [204, 213]. Таким образом, на более крупных островах равновесное число видов должно быть больше просто потому, что эти острова велики.

Каждая из этих гипотез, вероятно, может помочь в установлении корреляции между числом видов и площадью для той или иной ассамблеи видов, но, учитывая зависимость между площадью и разнообразием местообитаний, нередко бывает трудно оценить их относительный вклад в каждом отдельном случае. Когда удавалось контролировать разнообразие местообитаний и экспериментально изменять площадь, в частности, в исследованиях Симберлоффа [201] на мангровых островах, Рея [312] — на островах с солеными болотами и, разумеется, в работе Терберга [215] по островным птицам, площадь явно оказывала независимое воздействие на число видов. Для того чтобы разграничить воздействие разных факторов, можно также воспользоваться методом множественной регрессии; оказалось, что для птиц [28], птиц и ящериц [204] и летучих мышей [313] площадь острова дает возможность точнее предсказать число обитающих на нем видов, чем разнообразие местообитаний.

Важно то, что независимо от конкретного регулирующего механизма или от статистических методов само существование зависимости между числом видов и площадью указывает на

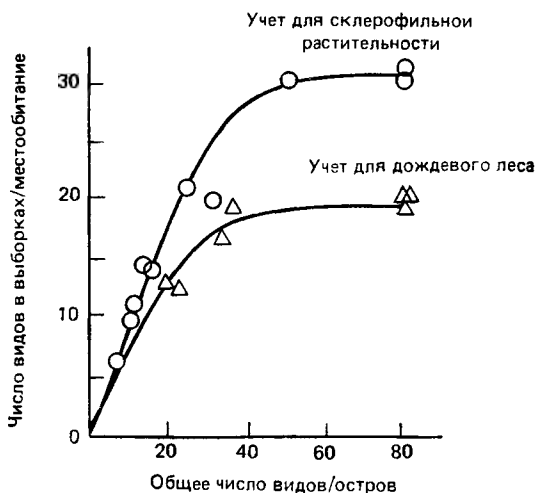


Рис 7.2. Зависимость между общим числом размножающихся видов наземных птиц на каждый остров и числом видов в выборках для двух типов местообитаний в 17 участках на 12 Больших и Малых Антильских островах [215].

возможность упаковки в данной области лишь некоторого максимального числа видов. Если бы предела насыщению не существовало, то такая ясно выраженная положительная корреляция была бы невозможна. Подобное насыщение островов прямо продемонстрировано для ассамблей птиц (рис. 7.2), в которых, как полагают [215], существует известный предел устойчивости к конкуренции, ограничивающий разнообразие.

7.2. «Островные» местообитания

Любое ограниченное местообитание, изолированное от других сходных местообитаний отличающимися от него относительно неблагоприятными (для рассматриваемых организмов) территориями, можно считать островом. Такими «островными» местообитаниями могут быть пресноводные водоемы, оазисы в пустынях, леса, пещеры и горные районы. Соответственно модели, созданные для островных сообществ, должны быть приложимы к мелкомасштабным локальным системам на материках. Действительно, в этих «островных» местообитаниях обнаружено такое же, как и на настоящих островах, равновесное видовое разнообразие и сходные отношения числа видов и площади. Среди описанных примеров — орнитофауна и флора Андийских высокогорий (парамо), ассамблеи горных млекопитающих в холодных бореальных местообитаниях Большого Бассейна (США) и

фауна известняковых пещер. Дальнейшие подробности можно найти в работе Гормана [61].

Материковые местообитания в большинстве случаев образуют сложную мозаику, в которой участок каждого местообитания окружен другими наземными сообществами, а не пустотой, как в случае настоящих островов. По всей вероятности, иммиграция на такой материковый остров будет происходить чаще и окажется более успешной, если виды, населяющие окружающие местообитания, не слишком сильно отличаются от обитателей «острова». Это может привести к непрерывному обмену видами с сопредельными районами или же к добавлению к специализированным обитателям данного местообитания организмов из соседних биотопов [28]. Как то, так и другое может нарушить замкнутость сообщества. Однако в таких «островных» местообитаниях можно ожидать наступления локального равновесия или насыщения видами в результате иммиграции из других местообитаний и конкурентного исключения, пропорционального квадрату числа присутствующих видов, как предполагается для растительных ассамблей [211, 212].

7.3. Растение-хозяин как аналог острова

Растения, будь то на индивидуальном, популяционном или видовом уровне организации, можно рассматривать как острова-хозяева для растительноядных насекомых и паразитов растений, а поэтому к ним вполне приложима теория островной биогеографии. Такой подход был использован в нескольких исследованиях для объяснения видового разнообразия насекомых и грибов [124, 216—218]. Практически во всех случаях при этом была обнаружена зависимость числа видов от площади или от ареала: большие скопления растения-хозяина или растения с очень обширным географическим ареалом обеспечивают существование большего числа видов растительноядных насекомых и паразитов, чем мелкие по площади насаждения или растения с небольшим ареалом. Значения Z для них бывают выше, чем для настоящих островов (см. [265]). Некоторые примеры приведены на рис. 7.3. Все еще не прекращаются споры о том, правомерно ли рассматривать растение-хозяин как остров, и о некоторых данных, приводимых в качестве доказательства существования для него зависимости число видов — площадь (см. возражения [219, 314] и ответы [220, 221, 315]). Однако эта эмпирически установленная зависимость распространена очень широко и обнаружена в самых различных условиях, поэтому отбрасывать ее на том основании, что несколько из приводимых примеров кажутся сомнительными, неправомерно.

В проведенных исследованиях 20—90 % изменчивости видо-

вого богатства обусловлено площадью или ареалом [217, 218]. Это связано либо с площадью как таковой, либо с повышением разнообразия среды при расширении ареала растения (большее разнообразие климатических условий или окружающих видов растений). Хотя для некоторых таксонов, например для пилильщиков-минеров [222], зависимость число видов — площадь можно предсказывать на основании данных по иммиграции (откладка яиц) и вымиранию (смертность), возможность продемонстрировать эту зависимость сама по себе еще не означает существования динамического равновесия, подобного описанному для настоящих островов [217, 218]. Однако такие зависимости еще раз показывают, что существует известное предельное число видов, т. е. некая форма видового насыщения. Подобно тому как после новообразования островов или уничтожения на них животных они приобретают фауну, пропорциональную своей изолированности и площади, интродуцированные растения приобретают энтомофауну на протяжении экологического времени в соответствии со своим распространением [124] и степенью таксономической близости к местным растениям. Кроме того, по прошествии 100—1000 лет время уже не оказывает явного влияния на суммарное число видов насекомых, колонизирующих интродуцированные растения, что свидетельствует о насыщении таких ассамблей. Аналогичным образом, видовое богатство паразитов растений быстро достигает насыщения за короткие периоды эволюционного времени [217]. При сокращении или расширении ареалов и местообитаний растения-хозяина наблюдается вымирание некоторых видов насекомых или, напротив, иммиграция новых видов, как следует ожидать в случае настоящих островов [221].

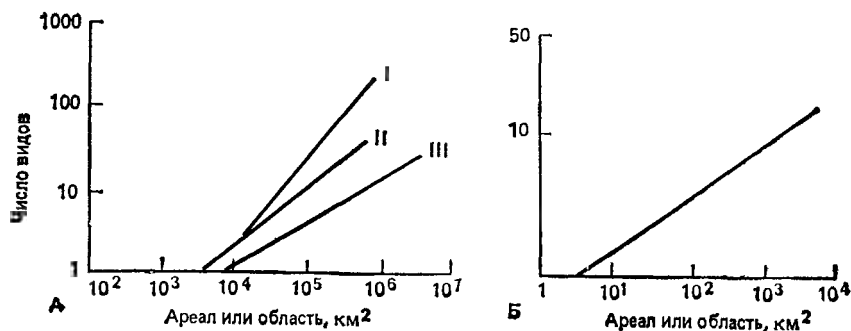


Рис. 73. Зависимости между числом видов и площадью «острова», представленного растением-хозяином. А Насекомые, паразитирующие на деревьях (I), кустарниках (II) и травянистых растениях (III) Британских островов [217]. Б Пилильщики-минеры и деревья Британских островов [218].

Было высказано предположение, что коинкуренция, которая согласно модели равновесия для островов, способствует усилению вымирания и динамичности равновесия, среди растительных насекомых наблюдается редко (см. гл. 3 и 4). Что же в таком случае препятствует непрерывному возрастанию числа видов, предсказанному Уиттейкером [11]? Согласно одной правдоподобной гипотезе, интродуцированные растения вначале привлекают колонистов (частично это зависит от экологического и биохимического соответствия между местными и интродуцированными растениями) из фонда местных видов насекомых [124, 316]. Таким образом, быстрое накопление асимптотически ведет к предельному числу видов за счет быстрого истощения тех видов, которые с высокой вероятностью способны колонизировать данное растение. Это несколько напоминает равновесие при отсутствии взаимодействия, или квази-равновесие, установленное на уровне, превышающем допустимый конкуренцией путем поддержания низких численностей популяций, возможно, благодаря защитным приспособлениям растений и вмешательству хищников. В течение эволюционного времени в результате колонизации новыми видами может установиться ассортативное или эволюционное равновесие, при котором иммиграция (видообразование) действительно уравнивается вымиранием. Различие между островами, создаваемыми растениями-хозяевами, и настоящими островами состоит, однако, в коэволюционном характере взаимодействия между островом и колонистом (продуцентом и консументом), которого не происходит в случае длинных геологических островов или островных местообитаний. Неудивительно поэтому, что при попытках применять теорию островной биогеографии к островам, образуемым растениями-хозяевами, возникают известные трудности.

7.4. Насыщение материков

Закономерности видового разнообразия на материках не так легко изучать, как на островах, поэтому они менее понятны. Однако и у материковых сообществ можно определить некоторый уровень насыщения видами. Можно представить себе, например, что процесс сукцессии (последовавшей за нарушением сообщества) ведет к той или иной форме устойчивого разнообразия, причем неоднократная конвергенция к одному и тому же климаксовому сообществу происходит от любой из различных исходных стадий [223].

7.4.1. Зависимости число видов — площадь на материках

Как и ожидалось, на материках видовое богатство возрастает с увеличением обследуемой площади, однако при этом наблю-

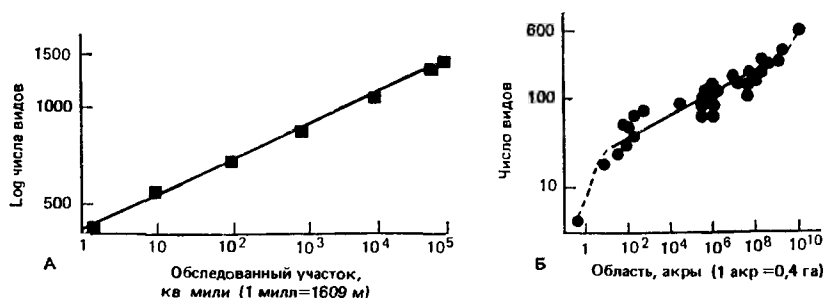


Рис. 7.4. Зависимости число видов — площадь на материках А. Виды цветковых растений в обследованных районах Англии [61] Б. Птицы Северной Америки [293].

дается не простая линейная зависимость, а угасающее возрастание числа видов, и после того как эта площадь достигает известного предела, число обнаруживаемых новых видов невелико (рис. 1.1). Этот предел часто рассматривают как минимальную площадь, занимаемую сообществом [6].

Математическое описание зависимости число видов — площадь для материков сходно с таковым для островов, но при построении графика зависимости логарифма числа видов от логарифма площади значения Z оказываются ниже — от 0,12 до 0,17 (рис. 7.4). Это показывает, что небольшие участки материка содержат примерно столько же видов, сколько и крупные. Такие произвольно взятые континентальные области непрерывно обмениваются видами с окружающими областями; поэтому им не угрожает низкий уровень иммиграции, обусловливаемый изоляцией острова. Малые значения Z могут также объясняться низкой скоростью вымирания [211]. Таким образом, влияние площади как таковой на материках менее существенно и наблюдаемые зависимости скорее отражают изменения в разнообразии местообитаний.

В подобных ситуациях мы сталкиваемся с проблемой масштабов и различных способов количественной оценки разнообразия видов [11]. Небольшое по площади местообитание обеспечивает существование некоторого числа видов, которое мы назовем α - или внутриэкотопным разнообразием. При сравнениях местообитаний друг с другом или вдоль градиентов факторов среды обнаруживаются изменения видового состава. Степень или скорость изменения называют β - или межэкотопным разнообразием. Значение β можно получить из уравнения

$$\beta = \frac{Sc}{S},$$

где Sc — общее число видов, встречающихся на данной трансекте или в ряде выборок (каждый вид учитывается только один раз), а $\bar{S}$ — среднее число видов на одну выборку. Для одной выборки $\beta = 1$, а для двух выборок, не содержащих ни одного общего вида, $\beta = 2$. Однако зависимость число видов — площадь на материках и асимптотическое приближение ее к пределу указывают на существование некоего максимума видового богатства.

7.4.2. Модели насыщения материков

Насыщение материков основано на теоретических выкладках, аналогичных модели равновесия для островов, но с заменой кривой иммиграции кривой видообразования. Мак-Артур [224] полагает, что: а) скорость видообразования будет возрастать, но возрастать все медленнее по мере роста разнообразия (чем больше видов, тем больше возможностей для появления новых видов, но тем у них меньше шансов достигнуть успеха); б) при этом скорость вымирания будет возрастать все быстрее (в результате конкуренции и снижения величины популяций по мере возрастания упаковки сообщества). Это должно приводить к стабильному разнообразию (рис. 7.5, А). Альтернативная возможность состоит в том, что, как подсказывает здравый смысл, видообразование происходит быстрее при наличии большего числа незанятых ниш, приводя к адаптивной радиации. Высказывалось также мнение, что в большинстве случаев географически изолированные популяции (из которых обычно возникают новые виды) не дают начала новым видам, потому что им не удастся найти незанятые ниши [225]. Если это так, то рис. 7.5, А не соответствует действительности, и вполне возможно, что с увеличением разнообразия скорость видообразования снижается (рис. 7.5, Б). Эти различия можно объяснить, допустив два типа видообразования: а) конкурентное видооб-

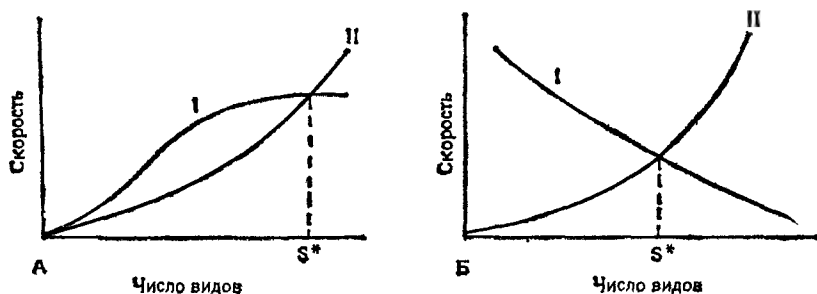


Рис. 7.5. Две модели насыщения видами материков. А. Модель Мак-Артура [28]. Б. Альтернативная модель, основанная на взглядах Майра [225]. I — кривая видообразования; II — кривая вымирания; S^* — равновесное число видов.

разование, идущее с большой скоростью при истощении биоты, поскольку при этом имеется много возможностей для видообразования путем конкурентного взаимодействия, но замедляющееся при росте разнообразия; б) географическое видообразование: чем больше видов, тем больше популяций, изолированных географическими преградами, и тем быстрее формируются новые виды, т. е. скорость возрастает при росте разнообразия [226]. В любом случае предсказывается достижение стабильного разнообразия, а не бесконечное его увеличение, предсказываемое Уиттейкером.

7.4.3. Доказательства насыщения материков

Известно несколько убедительных примеров, демонстрирующих достижение стабильного разнообразия в некоторых сообществах и в отдельных частях других сообществ. Сравнимость α -разнообразия ассамблей птиц на сходных градиентах местообитаний в трех областях средиземноморского типа (рис. 7.6, А), по-видимому, объясняется влиянием естественного отбора путем конкурентных взаимодействий, определяющих один и тот же уровень лимитирующего сходства сосуществующих видов [42]. В аналогичном исследовании была обнаружена сходная сильная корреляция между разнообразием видов птиц и разнообра-

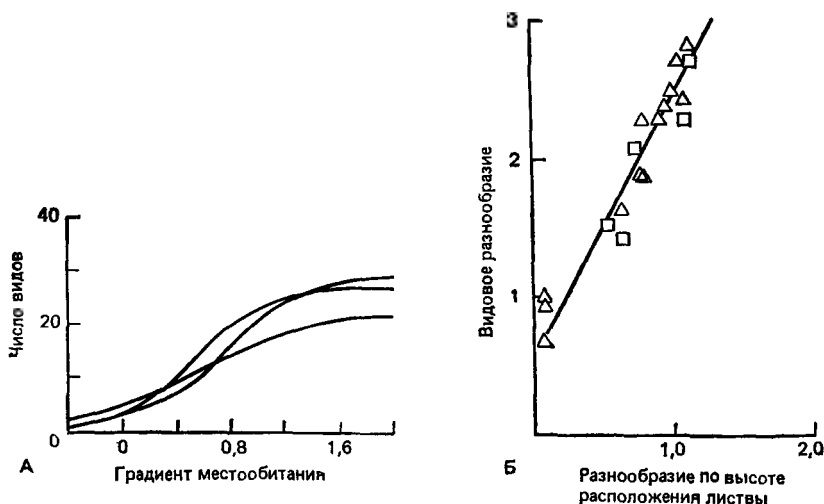


Рис. 7.6. Примеры насыщения видами. А. Сравнимость α -разнообразия ассамблей птиц в трех областях средиземноморского типа [42]. Б. Сравнимость зависимости между разнообразием видов птиц и разнообразием деревьев по высоте расположения листьев в Австралии (квадратики) и в Северной Америке (треугольнички) [28].

разием в высоте расположения листвы деревьев на двух материках (рис. 7.6, Б), позволяющая считать, что эти орнитофауны насыщены [28]. В случае насекомых, ящериц и некоторых растений такой четкой конвергенции не наблюдалось [9], т. е. можно думать, что эти группы не всегда насыщены видами. Некоторые ассамблеи пустынных грызунов, по-видимому, насыщены, поскольку близкие по размерам виды замещают друг друга на различных дюнах, и самые разнообразные ассамблеи состоят из пяти или шести видов [61]. Такая же стабильность обнаружена в ассамблеях почвенных клещей, несмотря на большие изменения их видового состава в течение года [154]. В ассамблеях речных беспозвоночных также наблюдается постоянство α -разнообразия, несмотря на высокую степень пространственного и временного β -разнообразия [227].

7.4.4. Исторические данные

Недавние исследования видового богатства на протяжении всего фанерозоя (от кембрия до современной эпохи) показывают, что разнообразие как морских беспозвоночных, так и наземных растений находилось в течение по крайней мере 350 млн. лет в состоянии равновесия, несмотря на сильное обновление видов [226]. Например, изучение кернов из долины Николе (Квебек) позволяет считать, что разнообразие морских беспозвоночных резко повысилось между ордовиком и силуром — от нескольких до 35 видов (за счет конкурентного видообразования). Затем оно сохранялось по крайней мере в течение 50—70 % изученного интервала в 5 млн. лет с обновлением 20 % видов за 1 млн. лет (в результате географического видообразования).

Если считать, что разнообразие родов достаточно хорошо отражает видовое разнообразие, то число родов наземных млекопитающих Северной Америки дает дополнительные сведения о насыщении видами. На протяжении по крайней мере 10 млн. лет здесь существовало равновесие между вымиранием и возникновением новых видов, лишь изредка нарушавшееся эпизодическими периодами нестабильности, связанными с дроблением местообитаний, понижением уровня моря и другими глобальными изменениями среды [201]. И наконец, если видовое разнообразие в двух соседних биогеографических провинциях было стабильным, а затем в результате геологических процессов эти территории объединились, можно предвидеть повышение скорости вымирания [200]. На уровне семейств такая волна вымирания охватила млекопитающих при недавнем соединении Северной и Южной Америк, а катастрофическое вымирание, довольно типичное для многих семейств животных в течение перми — триаса, совпадает с образованием Пангеи.

7.5. Заключение

Таким образом, в отличие от представлений Уиттейкера о постоянно возрастающем видовом разнообразии, следует сделать вывод, что число видов, сосуществующих в любой точке пространства (т. е. α -разнообразии), ограничено в экологическом времени, а во многих сообществах — на протяжении длительных периодов эволюционного времени. Если изучать видовое разнообразие в более широких масштабах, такое ограничение становится менее очевидным вследствие горизонтального замещения видов (β -разнообразии). Это может обеспечить возможность сосуществования в пределах данной области большего числа видов, чем то, которое способно реально разделять ресурсы какой-то общей точки в пространстве. Такое межэкотопное разнообразие может непрерывно возрастать в течение эволюционного времени, однако смена видов по горизонтали внутри данной области возможна лишь до известного предела (минимальная площадь, способная обеспечить существование сообщества, или величина популяции, необходимая для выживания вида), о чем свидетельствует характер зависимостей, изображенных на рис. 1.1 и 7.4. Расширив обследуемую площадь еще больше, чтобы в нее вошли сходные местообитания в различных зоогеографических областях, мы обнаруживаем дальнейшую смену видов, обусловленную историческими причинами (так называемое γ -разнообразие). Логика снова подсказывает, что и здесь должен существовать какой-то предел, но вследствие продолжающихся изменений, связанных с дрейфом континентов и эволюцией, установить этот предел трудно.

Внутри отдельных местообитаний, безусловно, существует насыщение видами, обусловленное, по-видимому, двумя возможными механизмами. Во-первых, механизмом, который не связан с взаимодействиями, а зависит только от свойств, внутренних присущих данному местообитанию и данному виду (например, в случае ассамблей растительоядных насекомых). Во-вторых, механизмом, связанным с взаимодействием, при котором видовое разнообразие ограничивается прямой или диффузной конкуренцией внутри местообитания. На протяжении эволюционного времени первый тип равновесия может постепенно смениться вторым.

ГЛАВА 8

Тенденции видового разнообразия — теории и гипотезы

Теперь мы имеем возможность более обоснованно судить о тенденциях в видовом разнообразии, описанных в гл. 1; попытаемся дать им объяснение. Если сообщества могут достигать насыщения, то различия в видовом разнообразии, быть может, просто зависят от возраста сообщества и от уровня насыщения, т. е. от того, до какой степени все имеющиеся ресурсы используются максимально возможным числом видов. Однако насыщенные сообщества также могут различаться по видовому разнообразию. Мак-Артур [28] вывел простое уравнение для приближенного описания видового разнообразия животных (D_s), использующих какой-либо общий ресурс

$$D_s = \frac{Dr}{Du} (1 + C\bar{\alpha}),$$

где Dr — все разнообразие ресурсов, используемых сообществом в целом, Du — ширина ниши каждого вида (предположительно одинаковая), C — число потенциальных конкурентов или соседей в пространстве ниш — выражение размерности данного местообитания, $\bar{\alpha}$ — средний коэффициент конкуренции или среднее перекрывание ниш. Эта формула используется редко, а между тем она служит полезной основой для дальнейшего обсуждения и предсказывает, что насыщенные сообщества могут различаться по видовому разнообразию под влиянием трех потенциально взаимодействующих факторов.

1. Разнообразие имеющихся ресурсов (по всему гиперпространству ниш). Область с более широким спектром доступных ресурсов (большими Dr и C) может содержать больше ниш, а следовательно, обеспечивать существование большего числа видов, чем область с более узким спектром ресурсов (рис. 8.1, Б).

2. Ширина ниш или степень специализации обитающих в ней видов (Du). Если виды используют небольшие части обще-

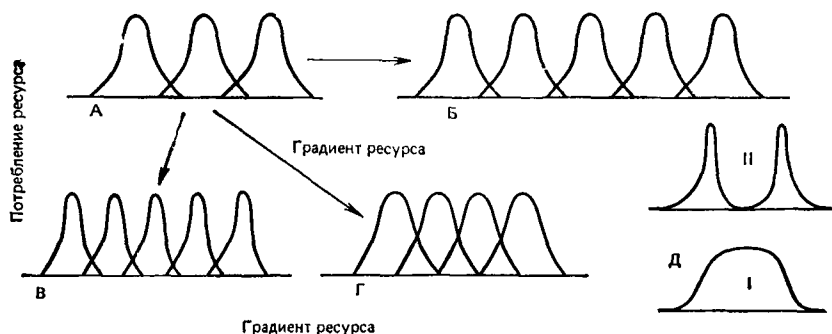


Рис. 8.1. Включение новых видов в сообщество (А) происходит при помощи нескольких механизмов: расширения спектра ресурса (Б); возрастания специализации видов (В); увеличения перекрытия между видами (Г); изменения формы кривой использования с эксцессом ниже нормального (I) до имеющей эксцесс выше нормального (II).

го гиперпространства ниш (т. е. занимают небольшие ниши), то число сосуществующих видов может увеличиться (рис. 8.1, В).

3. Средняя степень перекрытия между нишами разных видов ($\bar{\alpha}$). Более сильное перекрытие (уменьшение размера ниши, доступной исключительно данному виду) ведет к боль-

Таблица 8.1. Механизмы, определяющие видовое богатство, и способы их действия, основанные на гипотезах неравновесия (Н) и равновесия (Р)

Гипотеза или теория	Способ действия
Н Эволюционное время	Степень насыщения видами
Н Экологическое время	То же
Р Благоприятность среды	Средняя ширина ниши и размерность местообитания
Р Стабильность среды	Средняя ширина ниши и разнообразие ресурсов
Н Изменчивость среды	Степень допустимого перекрытия ниш
Н Постепенное изменение	То же
Р Пространственная неоднородность	Средняя ширина ниши и разнообразие ресурсов
Р Площадь	Разнообразие ресурсов и размерность местообитания
Р Продуктивность	Средняя ширина ниши и разнообразие ресурсов
Р Конкуренция	Средняя ширина ниши
Н Компенсаторная смертность	Степень допустимого перекрытия ниш
Р Кольцевая сеть	То же

шему разнообразию, даже если два сообщества сходны по пунктам 1 и 2 (рис. 8.1, Г).

Возвращаясь к использованной ранее простой модели сообщества в виде «шара и ящика», мы увидим, что видовое богатство может быть увеличено, когда имеется более объемистый «ящик» (1), или когда «шары» мельче (2), или мягче (3).

Форма кривой использования какого-либо ресурса данным видом также оказывает влияние на упаковку [26]. Теоретически кривые с эксцессом выше нормального (т. е. островершинные) отражают более плотную упаковку по ширине ниш, чем те, у которых эксцесс ниже нормального (т. е. плосковершинные) (рис. 8.1, Е).

Многочисленные умозрительные рассуждения о причинах различий и особенностей видового разнообразия, как локальных, так и зависящих от географической широты, породили множество теорий и гипотез. Все они так или иначе связаны с тремя главными компонентами формулы Мак-Артура, а именно с неоднородностью ресурсов (Dr), экологическим перекрытием ($\bar{a}$) и степенью специализации (Du). Конечно, эти факторы не являются независимыми. В последующих разделах главы рассмотрены главные гипотезы (табл. 8.1) и описаны два примера, иллюстрирующие сложность и противоречия, с которыми связано изучение видового разнообразия.

8.1. Время

Этот фактор действует на двух разных уровнях.

8.1.1. Эволюционное время

В сообществе существуют разные «должности» для видов, но они заполняются только в том случае, если имеется достаточно времени для видообразования и эволюции. Так, в сообществах, сложившихся сравнительно недавно, или в сообществах, существование которых ежегодно прерывается, взаимная подгонка или эволюционная адаптация видов друг к другу не могли достигнуть такого развития, как в более давних и более стабильных группах видов. Поэтому следует ожидать, что новые сообщества будут менее богаты видами [220]. Такая аргументация часто используется для объяснения изменений видового разнообразия с географической широтой. Тропическая среда более древняя, поскольку она менее подвержена влиянию глобальных климатических флуктуаций, а значит имела достаточно времени для специализации и эволюции большего разнообразия растений и животных (т. е. здесь меньше Du и больше C). В умеренных поясах местообитания бедны видами ввиду относительно короткого периода, прошедшего со времени послед-

них оледенений и других нарушений среды. Единственная убедительная проверка этой гипотезы состоит в том, чтобы проследить за изменениями числа видов с течением эволюционного времени. Однако ввиду неполноты палеонтологической летописи такую проверку можно провести только по нескольким таксонам и лишь в определенных местообитаниях [11]. Например, Европа обеднилась древесными видами по сравнению с Северной Америкой после плейстоценовых оледенений [28]; если же проводить сравнение на локальном уровне, то видовое разнообразие растений на некогда подвергшихся оледенению серпентиновых массивах в шт. Вашингтон ниже, чем в не знавших оледенения районах Северной Калифорнии [11]. Разнообразие обычно возрастает также в процессе многочисленных сукцессий, через которые проходило сообщество с течением времени, хотя в некоторых сообществах наблюдается снижение разнообразия при переходе от поздних сукцессионных стадий к климаксовым [137]. В других исследованиях не было обнаружено существенных различий в видовом богатстве (например, деревьев [6], птиц [28]) между испытанными и не испытанными оледенением областями, и, поскольку локальное насыщение видами, очевидно, действительно происходит (см. гл. 7), временная гипотеза, по-видимому, имеет ограниченное применение.

Не вызывает сомнений, что с начала палеозоя видовое разнообразие в масштабах всего земного шара сильно возросло в результате заселения растениями и животными новых адаптивных зон. Поскольку по прошествии некоторого времени выявляется известное ограничение разнообразия, всякое дальнейшее его возрастание в данной области, вероятно, происходит за счет увеличения β -разнообразия.

8.1.2. Экологическое время

Эта гипотеза рассматривает более близкие к нам периоды времени (от нескольких до десятков поколений) и основана на предположении, что сообщества различаются по видовому разнообразию вследствие недостатка у колонистов времени для расселения в новые области или продолжения локальной сукцессии после небольшого нарушения среды. По этой причине недавно возникшие местообитания (например, в результате лесных пожаров) могут не содержать полного набора видов. Подобным же образом изолированные или отдаленные области могут быть обеднены видами вследствие недостатка времени, необходимого для их заселения. Этот механизм позволяет объяснить низкое видовое разнообразие на отдаленных островах [61] и в изолированных материковых местообитаниях (например, в изолированных пустынях разнообразие грызунов очень невелико [59]).

В случае подвижных широко расселяющихся организмов (подобных птицам) в материковых местообитаниях историческими факторами можно в общем пренебречь [11, 61], но при рассмотрении более оседлых организмов их следует принимать во внимание.

8.2. Условия окружающей среды

Существует несколько гипотез, согласно которым физические факторы среды играют наибольшую роль в регуляции видового разнообразия, как прямой, так и косвенной.

8.2.1. Благоприятность среды

Эта гипотеза рассматривает зависимость между средними значениями переменных среды (например, среднегодового количества осадков или среднегодовой температуры) и разнообразием. Уже давно стало ясно, что низкое видовое разнообразие как-то коррелирует с суровостью климата [229]. Если какой-либо физический фактор отклоняется от уровня, оптимального для данного вида, организмы становятся все более специализированными в отношении этого фактора, диапазон их устойчивости к другим физическим или биотическим факторам становится шире (т. е. возрастает Du). Если все условия среды приближаются к оптимальным, то организмы могут специализироваться по дополнительным градиентам и уделять больше времени и энергии коадаптивным подгонкам к другим видам (т. е. уменьшается Du и возрастает C).

Высокое видовое разнообразие в сообществах тропических местообитаний часто объясняют благоприятными условиями среды. В тропиках обычно не бывает затяжных бурь, а температура довольно высокая и ровная. Периоды дождей в тропиках оказывают на виды организмов менее сильное влияние, чем сезонные изменения температуры в умеренных и полярных областях [28]. Об этом свидетельствуют различные наблюдения, в частности более равномерный рост деревьев, меньшая приуроченность плодоношения к определенному времени года, а также то, что многие птицы гнездятся в тропиках почти круглый год [224]. Высказывалось также мнение, что такие благоприятные условия могут обусловить более высокую скорость видообразования в тропиках [10, 205]. Популяции обитателей тропиков ведут обычно оседлый образ жизни, так как их членам нет нужды перебираться с места на место в поисках подходящего местообитания. Рельеф местности также может создавать значительные преграды для организмов, специализированных к определенному климату. Оба этих фактора могут

способствовать географической изоляции и уменьшать обмен генами, а поэтому видоспецифичные признаки, возможно, эволюционируют в тропиках быстрее, чем в областях с менее благоприятными условиями, где происходят ежегодные миграции и диапазоны устойчивости организмов шире.

Разнообразие обычно уменьшается при постоянных стрессовых воздействиях, таких как чрезмерный выпас, загрязнение воздуха, гамма-излучение и суровый климат, при которых может существовать лишь ограниченное число видов. Так, в экстремальных по условиям пустынях, арктических широтах, на засоленных почвах мангровых и соленых болот и т. п. разнообразие сосудистых растений невелико [11]. Изучение 5902 видов высших растений в Калифорнии также привело к выводу, что благоприятная среда — один из важнейших регуляторов разнообразия [228], однако в целом между разнообразием и благоприятностью среды нет простой зависимости, поскольку обнаружены случаи как положительной, так и отрицательной корреляции [11].

8.2.2. Стабильность среды

Эти гипотезы рассматривают влияние изменчивости условий среды на видовое разнообразие и связаны сложными зависимостями с тремя рассмотренными выше факторами. Число видов должно возрастать с увеличением стабильности среды. Устойчивый климат создает возможность для развития более тонкой специализации (меньшие значения Du), тогда как в неустойчивом климате часто бывает необходимо более широкий диапазон устойчивости, благоприятствующий организмам с широкими нишами (большие значения Du) [9, 28, 228]. Теоретически конкурирующие виды во флуктуирующих условиях среды выдерживают меньшее перекрывание ниш (т. е. меньшие значения $\bar{a}$ [28]). Влияние стабильности может быть также опосредовано доступностью ресурсов. Флуктуация их уровней периодически приводит к сокращению объема гиперпространства ниш (т. е. уменьшает Dr), в результате чего одновременно усиливается давление, оказываемое на виды конкуренцией, и наименее устойчивые из них оказываются не в состоянии сохранить свою популяцию (как было показано в гл. 3). Флуктуации факторов среды повышают вероятность вымирания вида. Небольшие популяции, для которых при нормальных условиях вероятность случайного вымирания высока, могут дольше сохраняться в относительно постоянных средах, допускающих накопление в сообществе редких видов. Стабильность ресурсов может также способствовать разнообразию на трофических уровнях консументов [10], которое в свою очередь может повысить разнообразие остального сообщества (см. гл. 5).

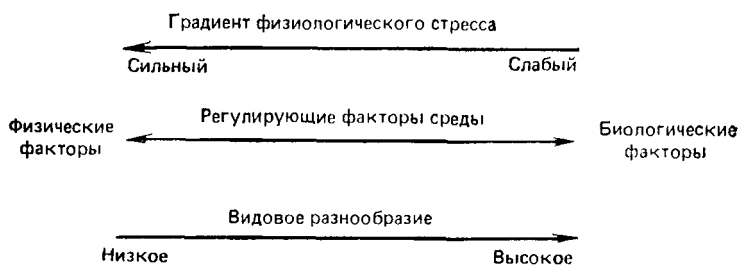


Рис. 8.2. Схема гипотезы стабильность — время Сандерса [230].

В глубоководных зонах океанов условия ближе к постоянным, чем почти в любой другой среде. Большое разнообразие видов двустворчатых моллюсков и полихет в этих, казалось бы, однородных областях по сравнению с более изменчивым прибрежным мелководьем привело Сандерса [230, 231] к его гипотезе «стабильность — время». Согласно этой гипотезе, высокое разнообразие возникает в результате сохранения стабильных условий среды на протяжении длительных периодов времени; это дает возможность членам сообществ биологически приспособиться друг к другу, занимая более узкие неперекрывающиеся ниши. Схематически гипотеза Сандерса представлена на рис. 8.2. И использованные им исходные данные были позднее пересмотрены [232], и в них обнаружались серьезные недостатки. Были также выдвинуты альтернативные объяснения [1, 232] (см. далее). Мак-Артур [229] приводит много примеров обратных зависимостей между числом видов птиц, млекопитающих и брюхоногих моллюсков и колебаниями температуры в течение года (рис. 8.3), но такие зависимости не универсальны. Например, разнообразие фауны наземных позвоночных в Авст-

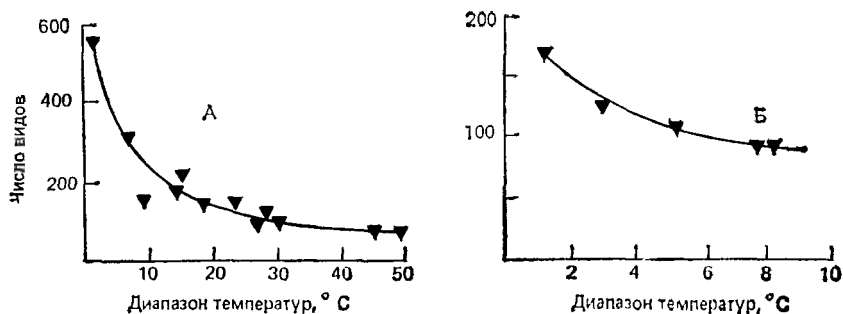


Рис. 8.3 Зависимости между колебаниями температуры и видовым богатством птиц (А) и брюхоногих моллюсков (Б) западного побережья Америки [299]

ралии и в США реагирует на смену времен года как положительным, так и отрицательным образом в зависимости от группы животных [15], а высокое разнообразие видов на коралловых рифах и в дождевых лесах тропиков, возможно, поддерживается именно благодаря нарушениям среды (см. ниже).

Некоторые авторы (см., например, [11, 195]) полагают, что неустойчивость условий среды — главный лимитирующий фактор видового разнообразия, от которого зависят возможность использования краевых ниш, воздействия конкуренции на упаковку ниш и взаимодействия, обуславливающие дифференциацию ниш. Имеются данные как за, так и против этой гипотезы, но, как будет описано ниже, неустойчивость среды может в такой же мере способствовать возникновению разнообразия, как и уменьшать его.

8.2.3. Изменчивость (или временная неоднородность) среды

При некоторых условиях видовое разнообразие усиливается в результате нарушений среды, а не ее стабильности. Равновесие между видами, соответствующее емкости местообитания, может оказаться недостижимым, если это местообитание часто нарушается. Действие таких нарушений неизбежно и может привести к уничтожению большей части или даже всех особей в данной области. К числу факторов, вызывающих нарушения среды, относятся молнии, бури, оползни, наводнения, действие волн, косьба, вытаптывание или выжигание растительности, а также вмешательство неспециализированных хищников и растительноядных животных.

Грайм [196] и Коннелл [137] высказали мнение, что наибольшее разнообразие приходится на умеренные или средние участки градиента стрессовых воздействий физических факторов среды или на промежуточные уровни нарушений (гипотеза промежуточного нарушения, рис. 8.4). При частых нарушениях (или сильных стрессовых воздействиях) доминирующее положение в сообществе занимают виды, способные быстро использовать создавшиеся условия, колонизировать освободившееся пространство или выдержать данную форму нарушения в течение длительного времени. Для такого сообщества характерна простая структура и низкое разнообразие. Если нарушения возникают редко и масштабы их невелики, они не оказывают серьезного воздействия и виды с низкой конкурентоспособностью устраняются по мере приближения сообщества к равновесию. В этом случае разнообразие должно зависеть от разделения ресурсов или от таких компенсаторных механизмов, как хищничество. С увеличением промежутков между нарушениями возрастает и разнообразие: при этом имеется больше времени для

колонизации нарушенной области, но его недостаточно для значительного конкурентного исключения, в результате чего сохраняется большой набор видов, относящихся ко всем стадиям сукцессии и обладающих самой разнообразной конкурентоспособностью (т. е. возрастают C и $\bar{a}$). Локальные ассамблеи поддерживаются, таким образом, в неравновесном состоянии (в известном смысле они перенасыщены видами), тогда как в более обширных географических областях сообщества могут быть стабильными с минимальным обновлением видов или сбалансированным их поступлением и исчезновением.

Гипотеза промежуточного нарушения была выдвинута в качестве объяснения высокого разнообразия деревьев в тропических лесах [137], обитателей коралловых рифов [137], травянистых растений [196], а позднее — растительности арктической и альпийской каменистых пустынь [233] и моховых ассамблей на прибрежных скалах [234]. Эти примеры касаются простых по своей трофической структуре ассамблей пионерных организмов, однако имеются сообщения и об увеличении видового разнообразия паразитоидов насекомых после нарушения местообитания [8], так что существует потенциальная возможность применения этой гипотезы к организмам более высокого ранга.

Тилмен [295], используя графические модели конкуренции за ресурсы, предсказывает, что зависимость между видовым богатством и нарушением среды должна выражаться все той же однокорневой кривой. Однако, по его мнению, такой эффект обусловлен не тем, что нарушение препятствует установлению

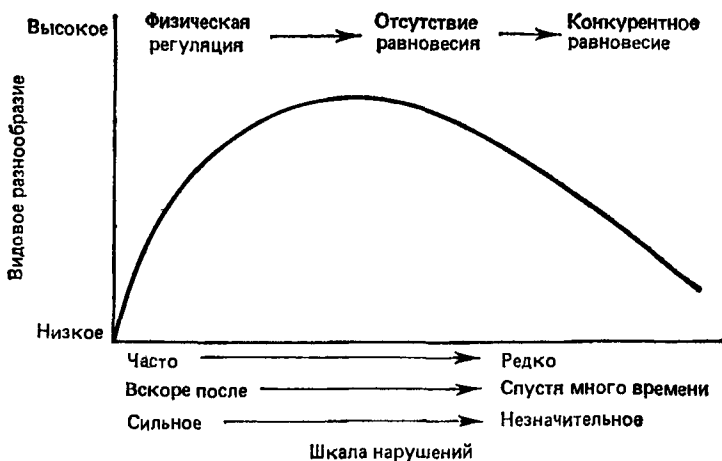


Рис. 8.4. Гипотеза промежуточного нарушения [137].

конкурентного равновесия или периодически прерывает конкуренцию, а тем, что оно влияет на относительную доступность ресурсов, за которые идет конкуренция между видами. Эти изменения количества ресурсов и их соотношений косвенным путем изменяют направление и исход конкуренции, а не ослабляют непосредственно ее воздействие, как полагают упомянутые выше авторы. Тилмен приводит довольно значительное количество данных, подтверждающих эту модель.

8.2.4. Гипотеза постепенного изменения

(предсказуемость климатических изменений)

Для многих климатических факторов характерны регулярные и предсказуемые флуктуации с довольно малым периодом (например, суточные, годовые и т. п.). Благодаря такой упорядоченности у организмов в процессе эволюции развивается определенная зависимость от колебаний условий среды и специализация к ним и к временным закономерностям в доступности ресурсов, что способствует суточным и (или) сезонным перемещениям видов, ведущим к повышению их разнообразия (возрастание функции C). Согласно гипотезе постепенного изменения [137], постепенные изменения среды вызывают изменение ранга каждого вида в сообществе, определяемого его конкурентоспособностью, причем эти изменения происходят так быстро, что процесс конкурентного исключения если и завершается, то лишь в редких случаях. Это снова заставляет предполагать отсутствие равновесия в сообществе. В сущности все это — развитие идей, выдвинутых Хатчинсоном в его «Парадоксе планктона» [235] для объяснения разнообразия планктона в структурно однородных водоемах. Любой вид может выжить, если подходящее для него сочетание условий складывается достаточно часто и сохраняется в течение достаточно длительного времени, причем ни один вид не успевает вытеснить другие до того, как начинает терять собственное превосходство. Результатом может быть сукцессия видов на протяжении всего года.

Данные о том, что этот фактор способствует увеличению видового разнообразия, получены для представителей различных групп, в том числе для зоопланктонных организмов (комплекс *Daphnia carinata* [236]), для мелких млекопитающих (хлопковые крысы и прерийные полевки [60]), рыб [244] и северных видов шмелей [237]. Видовое разнообразие среди неродственных между собой семеноядных животных (насекомых, птиц и мелких млекопитающих) также соответствует представлениям, изложенным в «Парадоксе планктона» [163]. Даже в постоянно изменяющейся среде, если известно, что ее изменения непредсказуемы, специализация к отсутствию закономерностей может опять-таки служить важным способом дифференциации

ниш. Это может помочь объяснить высокое разнообразие многолетних и однолетних растений в пустыне Сонора [11].

8.2.5. Пространственная или структурная неоднородность

Разделение местообитаний — главное условие сосуществования конкурирующих видов (см. гл. 4), поэтому неоднородная и сложная физическая среда должна содержать более сложные сообщества, а следовательно, поддерживать более высокое видовое разнообразие. Это возрастание неоднородности должно вести к увеличению общего гиперпространства ниш (*Dr*), повышению специализации к местообитанию (понижение *Du*) и вообще к увеличению возможностей в смысле разделения ресурсов благодаря увеличению размерности местообитания (увеличение *C*). Теоретически пространственная неоднородность среды может также служить мощным стабилизирующим фактором, способным противостоять дестабилизирующим влияниям межвидовой конкуренции и взаимодействиям хищник — жертва в простых модельных системах [238].

На уровне микропространственной неоднородности, создаваемой, например, валуном или растительностью, получено много данных, подтверждающих эту гипотезу. В листопадных лесах умеренной зоны виды травянистых растений располагают более обширным диапазоном освещенности под разреженным пологом деревьев и кустарников, и поэтому видовое разнообразие в них больше, чем в вечнозеленых лесах, под пологом которых затемнение однородно [140]. Кроме того, видовое разнообразие растений усиливается при наличии на поверхности почвы мелких неровностей и трещин [138], а также при увеличении горизонтальной и вертикальной неоднородности почвы [45, 239]. Тилмен [295] сумел создать модель устойчивых конкурентных равновесий по двум лимитирующим ресурсам между 40 видами в пространственно неоднородной среде (сильные различия в доступности ресурсов между микроразнообразиями). В свою очередь сложность растительности представляет собой важный фактор, влияющий на разнообразие животных, как это установлено для ассамблей птиц (рис. 7.6, *Б*) и насекомых [240, 241]. Было также показано, что разнообразие растений-хозяев оказывает влияние на видовое богатство цикадок, бабочек, жуков, двукрылых и пилильщиков-минеров [218] и очень сильное влияние на разнообразие африканских белок [104]. Структурная неоднородность местообитания в целом представляет собой важный фактор в регуляции видового разнообразия многих групп животных, в том числе гладышей [132], муравьев [242], ассамблей морской инфауны [243], пресноводных рыб [244] и многих других пресноводных таксонов [10]. Структурная сложность может

также увеличивать видовое разнообразие, снижая интенсивность хищничества (см. разд. 6.3.1).

В более крупных масштабах региональное разнообразие достигается за счет географического замещения одних видовых популяций другими в различных местообитаниях, поэтому следует ожидать, что области с большим числом местообитаний будут содержать больше видов (высокое β -разнообразие). Так, например, в Колумбии много долин и гор, и вообще эта страна сложна по своей географии. В результате большинство типов животных представлено в ней богаче, чем в Бразилии и Заире, которые лежат примерно в тех же широтах, но отличаются более простым рельефом [10].

Различия видового богатства в разных широтах часто объясняют большей неоднородностью (см., например, [246]), т. е. большим общим объемом ниш, в тропиках (большее значение *Dr*). Например, тропические леса обладают весьма характерными растительными структурами (лианы, вьющиеся растения, бромелиевые), создающими чрезвычайно своеобразные микро-местообитания. Разнообразие растений порождает в свою очередь широкое разнообразие цветков и плодов, а это в сочетании со слабо выраженной сезонностью роста и размножения растений влечет за собой столь же внушительное число видов специализированных семеноядных и плодоядных животных, не встречающихся в умеренных областях. В результате высокой активности продуцентов увеличивается разнообразие растительных насекомых-монофагов. В тропиках изменчивость общих размеров насекомых шире, чем в умеренных зонах, что приводит к большему диапазону величины клювов у насекомоядных птиц тропиков [28]. Кроме того, распределение видов имеет здесь более мозаичный характер [10, 28], что обусловлено либо усилением конкуренции, ведущей к сужению ниш и сокращению ареалов, либо, возможно, промежуточными уровнями нарушений среды (см. выше).

В тропиках неоднородность среды как на локальном, так и на региональном уровне, по-видимому, выше, чем в умеренных областях, о чем говорят исследования наземных птиц, проведенные Мак-Артуром [28]. На участке леса площадью 2 га в Панаме обнаружено в 2,5 раза больше видов птиц, чем на таком же участке леса в шт. Вермонт (США). В Эквадоре, в области, занимающей 250 000 км², видов птиц в семь раз больше, чем на такой же площади в Новой Англии. Это показывает, что как число видов в каждом местообитании, так и число местообитаний на единицу площади в тропиках выше.

Корреляции между структурной сложностью местообитаний и видовым разнообразием их биот наблюдаются повсеместно и обычно рассматриваются как результат конкуренции, ведущей к

разделению ресурсов. Вряд ли можно сомневаться, что сложность среды играет важную роль в регуляции видового разнообразия.

8.2.6. Площадь

Значение площади как таковой для видового разнообразия уже рассматривалась в гл. 7; собраны многочисленные данные о корреляциях между числом видов и площадью. В географически протяженных местообитаниях видов должно быть больше, чем в небольших периферических местообитаниях; поскольку в глубоководных морях абиссальные области занимают обширные площади, необычайно высокое разнообразие морских беспозвоночных, описанное Сандерсом [230], возможно, просто отражает эту закономерность и не связано с гипотезой стабильности — время. В самом деле, 99 % изменчивости видового богатства, обнаруженной в этом исследовании, можно отнести за счет зависимости число видов — площадь [232].

Одно из объяснений широтных градиентов видового разнообразия основано на значении площади (см. [200]). Например, средняя площадь жизненных зон, в которых встречаются травоядные копытные, по-видимому, уменьшается с увеличением широты и этим, возможно, объясняется уменьшение числа их видов по мере перехода от тропической саванны к нетропическим областям. Для многих других групп такого анализа не проводили, и хотя площадь, несомненно, играет важную роль на локальном уровне, экстраполяцию этих выводов для объяснения широтных градиентов вряд ли можно считать удачной.

8.3. Биотические факторы

В нескольких гипотезах подчеркивается роль биологических взаимодействий в создании видового разнообразия.

8.3.1. Гипотеза продуктивности

Согласно этой гипотезе, большая продуктивность при прочих равных условиях должна вести к большему видовому разнообразию. В местообитаниях, бедных пищей, животные должны потреблять более разнообразную пищу [40], а в более продуктивных местообитаниях большее количество ресурсов может привести к увеличению пищевой специализации, не сопровождающейся сокращением численности популяций, поэтому тот же самый кормовой спектр будет обеспечивать существование большего числа видов. Кроме того, некоторые ресурсы, слишком скудные для того, чтобы обеспечить данную видовую популяцию в непродуктивных местообитаниях, могут успешно использовать

ся в продуктивных. Таким образом, возросшая продуктивность должна вести к возрастанию Dr и снижению Du .

Имеющиеся данные недостаточно определены, хотя подмечен ряд корреляций. Тропические леса высокопродуктивны, в них обитает больше видов птиц с более разнообразной экологией, чем в лесах умеренных поясов [205]. Например, в лесах умеренной зоны нет облигатных плодоядных видов (подобных попугаям), хищных птиц, специализированных к питанию рептилиями, или птиц, преследующих скопления муравьев-кочевников. Выявлена также прямая зависимость между видовым разнообразием пустынных грызунов и продуктивностью (рис. 8.5), но это один из немногих примеров, в которых такая зависимость была продемонстрирована эмпирически. На самом деле возрастание продуктивности не всегда ведет к увеличению числа видов. В ассамблеях наземных растений не обнаружено никаких признаков того, что продуктивность оказывает заметное независимое влияние на разнообразие [11, 228], а в тех случаях, когда возросшая продуктивность сопровождается сокращением разнообразия ресурсов (например, в загрязненных реках), видовое разнообразие в действительности снижается. Подобные обратные зависимости между первичной продуктивностью и видовым разнообразием обнаружены на лугах в Калифорнии и среди ветвистоусых консументов в датских озерах [6]. Результаты теоретических исследований фактически позволяют считать, что однокривая кривая зависимости между богатством ресурсов и видовым богатством, возможно, представляет

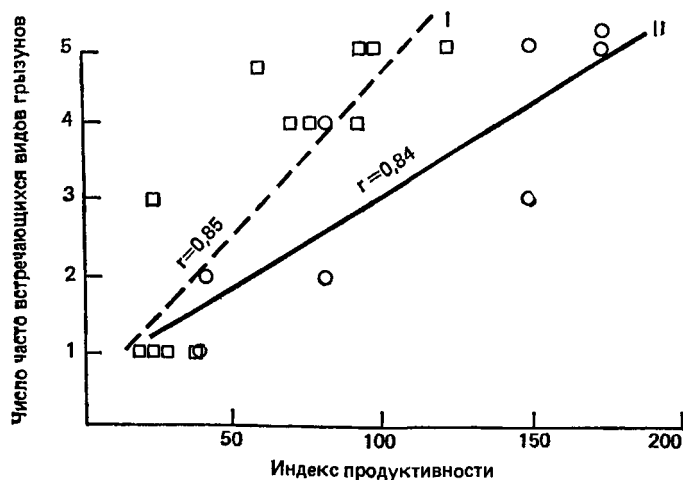


Рис. 8.5. Зависимость между числом грызунов и продуктивностью на песчаных равнинах в пустыне Сонора (I и квадраты) и на песчаных дюнах в пустыне Мохаве и Большом Бассейне (II и кружки) [58].

собой общее и устойчивое выражение одной из равновесных теорий конкуренции растений за ресурсы, что подтверждается многими данными [295]. Итак, между продуктивностью и разнообразием не существует ни простой, ни внутренней зависимости. Поскольку продуктивность трудно также отделить от других факторов, таких как стабильность во времени, была предложена концепция, представляющая собой комбинацию гипотезы стабильности и продуктивности (стабильность первичной продукции [9]). В тех областях, где продуктивность стабильна во времени и(или) характер ее изменений предсказуем, возможно разделение ресурсов во времени и в пространстве между входящими в сообщество видами-консументами, а следовательно, сосуществование большего числа видов, чем в областях с менее закономерными ее колебаниями (например, в случае гильдий африканских белок [104]). Стабильность первичной продуктивности может оказаться более существенным фактором, определяющим видовое разнообразие, чем продуктивность как таковая.

8.3.2. Гипотеза конкуренции

Согласно этой гипотезе, применимой к сообществам, достигающим равновесия, видовой состав сообществ — результат межвидовой конкуренции в прошлом и настоящем. При равновесии каждый вид обладает конкурентным преимуществом в использовании определенной части местообитания или другого ресурса, а видовое разнообразие зависит от всего спектра ресурсов (Dr) и от степени специализации видов к отдельным участкам этого спектра (Du) (гипотеза диверсификации ниш [137]). При отсутствии нарушений среды видовой состав будет оставаться в состоянии равновесия, и число видов можно просто выразить отношением Dr/Du . После нарушений равновесие восстанавливается.

Попытки показать, что в тропических сообществах конкуренция более интенсивна, а, следовательно, упаковка видов в них плотнее, делаются в двух направлениях. Первое исходит из того, что, когда популяции приближаются к максимальным размерам, естественный отбор на конкурентоспособность (K -отбор) становится очень интенсивным, и преимущество получают специализированные формы. В менее разнообразных сообществах умеренных и полярных областей популяции часто бывают менее стабильны и не достигают максимальных размеров, так что конкуренция между ними нередко бывает слабой. В таких популяциях идет сильный отбор на быстрое размножение (r -отбор), и виды в них часто обладают относительно широкими нишами [9]. Численность популяций иногда флуктуирует в тропиках так же сильно, как и в других местах, или даже

сильнее, но это можно объяснить высокими коэффициентами конкуренции между видами [28]. Кроме того, если эволюция протекала в тропиках быстрее (см. разд. 8.2.1), то эволюционная дивергенция могла бы быстрее вести здесь к специализации.

Вторая серия доказательств исходит из предположения, что в умеренных и полярных зонах идет отбор особей на степень их физиологической адаптации к экстремальным условиям [10, 14], а, следовательно, значения C и $\bar{a}$ невелики. Благодаря отсутствию жестких физиологических ограничений эволюция в тропических областях может более непосредственно отражать биологические взаимодействия, что приводит к дифференциации ниш в результате конкуренции.

Многие косвенные и некоторые экспериментальные данные свидетельствуют о том, что тропические виды эволюционно более продвинуты и обладают более тонкими адаптациями, чем обитатели умеренных областей. Например, конкуренция между видами муравьев в пустынях умеренных поясов недостаточно интенсивна, чтобы приводить к обособлению кормовых территорий, как в тропических ассамблеях, где каждый вид охраняет свой участок от вторжения других видов [109]. Другими примерами служат специализированные виды птиц, о которых говорилось в разд. 8.3.1, и данные, представленные на рис. 3.7. Подвижные животные, входящие в разные ассамблеи, по-видимому, достаточно специализированы, чтобы достигнуть такого уровня разделения ресурсов, при котором возможно сосуществование в равновесии (см. гл. 4). Имеются, однако, разногласия по вопросу о том, достигли или могут ли достигнуть растения и сидячие водные животные той степени специализации, которая необходима для сохранения высокого разнообразия в таких сообществах, как дождевые тропические леса и коралловые рифы, если учесть сходство общих потребностей входящих в эти сообщества видов (противоположные точки зрения см. [137] и [295, 298]).

Как уже говорилось в предыдущих главах, можно показать, что в природных сообществах существует конкуренция, которая потенциально служит самым важным фактором, регулирующим видовое разнообразие.

8.3.3. Гипотеза компенсаторной смертности

Согласно этой гипотезе, высокое разнообразие поддерживается в тех случаях, когда смертность от причин, не связанных с конкуренцией, поражает сильнее всего самый обильный или самый конкурентоспособный вид [137]. Как было показано в гл. 5, такой причиной могут быть хищники, которые предотвращают конкурентное устранение менее конкурентоспособных

видов и увеличивают видовое разнообразие (повышают $\bar{\alpha}$). В противоположность гипотезе конкуренции гипотеза компенсаторной смертности предсказывает менее интенсивную конкуренцию в более разнообразных сообществах, чем в менее разнообразных, однако эти две гипотезы могут быть комплементарны (см. гл. 6).

Изменения видового разнообразия, связанные с географической широтой, объясняют тем, что в тропических областях больше хищников и паразитов; это влечет за собой увеличение числа видов-жертв, что в свою очередь обеспечивает существование более разнообразных хищников [10, 205]. Эту гипотезу можно считать удовлетворительной только в том случае, если она окажется применимой ко всем трофическим уровням, а, как говорилось выше, влияние хищничества явно сложнее, чем полагают ее авторы. Кроме того, следовало бы ожидать, что в тропиках ключевые виды занимают более заметное положение, однако соответствующих данных очень мало или нет вообще [205]. Хищничество может представлять собой скорее локальный регулирующий фактор, чем глобальное объяснение широтных градиентов разнообразия.

Физическая среда способна вызывать компенсаторную смертность доминантных видов, как у некоторых кораллов [137] и двустворчатых моллюсков [302], но такие случаи очень редки.

8.3.4. Гипотеза кольцевой сети

Иерархия конкурирующих видов может быть не линейной, как обычно, а кольцевой (рис. 8.6, Б). При равновесии конкуренты выигрывают в одних взаимодействиях, но проигрывают в других; в результате в данной области поддерживается более высокое разнообразие, чем было бы возможно в иной ситуации. Эта гипотеза приложима к сидячим беспозвоночным, обитающим под выступами коралловых рифов (см. [137]), но других подтверждающих ее сведений мало. Была выдвинута также сходная идея, связанная с ослаблением конкуренции. Между видами А и В происходит умеренная конкуренция; вид С интенсивно конкурирует с видом В, но лишь слегка с видом А (рис. 8.6, В). Таким образом, вид С может повысить скорость

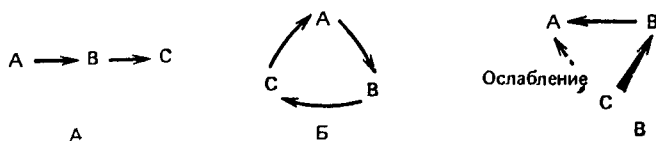


Рис. 8.6. Гипотеза кольцевой сети. А. Обычная линейная конкурентная иерархия. Б. Кольцевая конкурентная иерархия. В. Ослабление.

роста популяции вида *A*, подавляя вид *B*. При этом диффузная конкуренция, в которой участвует вид, действительно может ослабевать с возрастанием упаковки видов. Подобное ослабление обнаружено у пустынных муравьев [247], но также не получило других подтверждений.

8.4. Объяснение закономерностей видового разнообразия на двух конкретных примерах

Описанные выше зависимости между числом видов и физическими или биотическими условиями позволяют считать, что на видовое разнообразие и на структуру сообщества оказывает влияние ряд важных факторов. Иногда их трудно бывает разграничить, а относительное значение каждого весьма неодинаково в разных сообществах. Для того чтобы проиллюстрировать эту сложность, в двух следующих разделах рассмотрено современное «положение дел» в ассамблеях двух разных типов.

8.4.1. Разнообразие насекомых на растениях

Саутвуд [248] установил, что общее число видов насекомых, связанных с деревьями, строго коррелирует с суммарным обилием видов деревьев со времени последнего оледенения; эту работу часто приводят в качестве доказательства справедливости гипотезы эволюционного времени. Против такой интерпретации высказывались многие авторы [218, 249], по мнению которых изменчивость видового богатства связана только с зависимостью число видов — площадь (см. гл. 7). Значение обилия и(или) ареала видов деревьев как определяющего фактора богатства фауны было подтверждено сравнительно недавними исследованиями [250]; кроме того, в четырех различных случаях установлена статистически значимая зависимость между числом видов и площадью, но никакого влияния возраста сообщества на общее число видов обнаружено не было [220]. Однако другое недавнее исследование вновь продемонстрировало хорошую корреляцию между продолжительностью времени непрерывного произрастания древесной породы в Британии и числом связанных с ней видов насекомых [251]; впрочем, если рассматривать только местные виды деревьев, такой корреляции не наблюдается. Очевидно, существует какое-то взаимодействие между ареалом (площадью насаждений) вида-хозяина и эволюционным временем (необходимым для накопления видов [220] и возникновения у фитофагов определенной адаптации к новому хозяину [250]), но по прошествии длительного срока время теряет свое значение, и ассамблея, по-видимому, насыщается.

Положение еще больше осложняется тем, что на некоторых древних и широко распространенных растениях, например, на

папоротниках [240], обитает очень мало видов насекомых. Важную роль в этом могут играть форма роста или строение растения, поскольку от них зависит число микроместообитаний, предоставляемых растением колонизирующим его насекомым. Среди растений существует иерархия как по морфологической сложности, так и по числу связанных с ними насекомых — от деревьев к кустарникам и к травам (см. рис. 7.3). С папоротниками, у которых нет сложных репродуктивных структур, связано еще меньше видов насекомых [240], а широколиственные деревья обеспечивают существование в 2,3 раза больше числа видов в большинстве гильдий насекомых, чем мелколиственные [241]. Богатство энтомофауны на интродуцированных в Британию деревьях определяется также наличием или отсутствием таксономически близких к ним местных пород [216], что объясняется зависимостью между биохимией растительноядных насекомых и растения-хозяина. Регуляция видового разнообразия энтомофауны растений очень сложна; примером служат листоядные насекомые, разнообразие которых зависит от взаимодействия множества факторов. Среди них аутоэкологические реакции на погоду, фенология, биохимия растения-хозяина, его ареал, изоляция, миграция, неоднородность местообитания, действие хищников и паразитов и, реже, конкуренция [124].

8.4.2. Деревья дождевого тропического леса

В низменных тропических областях на одном гектаре можно встретить до 100 различных видов деревьев, в том числе много редких [9]; поэтому трудно представить себе, что дифференциация ниш идет главным образом по абиотическим измерениям (питательные вещества, высота, время, глубина почвы), которые могли бы обусловить такое разнообразие. Объяснения требует и мозаичный характер распространения видов, что породило многочисленные гипотезы. Две из них — гипотеза равных возможностей и гипотеза кольцевой сети [137] — почти не встретили поддержки. Согласно гипотезе мозаичного распределения питательных веществ, каждый вид деревьев постепенно истощает запасы своего особого набора питательных веществ под родительскими деревьями, что препятствует приживанию здесь проростков, но это не было проверено [9]. Имеются, однако, некоторые данные, подтверждающие следующую гипотезу — гипотезу поедания семян [180]. Согласно этой гипотезе, успешное пополнение проростков за счет семян происходит в кольце, окружающем родительское дерево, но расположенном на некотором расстоянии от него, что обусловлено деятельностью видоспецифичных семеноядов. Следовательно, другие виды деревьев могут обосноваться внутри кольца и за его пре-

делами, поэтому густых одновидовых древостоев не возникает. Некоторые данные в пользу этой гипотезы были приведены в гл. 5. Недавно был описан сходный механизм с участием патогенных грибов [245], однако в других исследованиях не было обнаружено компенсаторной смертности вблизи родительских деревьев (см. [137]). Промежуточный уровень нарушений среды, вызванных пожарами, наводнениями, бурями или чрезмерной тяжестью эпифитов, нередко приводит к образованию лесных окон, способствуя прохождению локальной вторичной сукцессии и поддерживая ассамблею в неравновесном состоянии, что позволяет объяснить ее высокое разнообразие. В самом деле, в относительно ненарушенных районах тропического леса доминирующее положение может занять какой-либо один вид деревьев [137].

В пределах небольшого участка колебания количества ресурсов и их соотношений могут сделать возможным сосуществование многих видов в состоянии равновесия за счет дифференциации ниш [295]; при этом, вероятно, наблюдается некоторая компенсаторная смертность. Однако в случае долгоживущих тропических деревьев (а также в случае кораллов [137]) достижению сообществом равновесия могут препятствовать постепенные изменения климата или кратковременные нарушения среды, прерывающие или изменяющие конкурентные взаимодействия и способствующие поддержанию высокого видового разнообразия.

8.5. Заключение

При анализе видового разнообразия и его типов не следует искать какое-то единственное объяснение, связанное лишь с одним фактором. Имеется множество способов, которыми рассмотренные выше механизмы могут взаимодействовать и взаимодействовали на протяжении эволюционного времени, создавая существующие в настоящее время ассамблеи (рис. 8.7). На концептуальном уровне видовое разнообразие можно изучать, анализируя зависимость между факторами физической среды и разнообразием или же роль биотических процессов. Физическая среда, понимая под этим как нынешние условия, так и прошлое данной местности, определяет характер биотических взаимодействий, и в конечном счете для понимания типов разнообразия необходим аутоэкологический подход (устойчивость отдельных видов и т. п.). Это позволит объяснить действие механизмов, опосредованных физическими условиями. Биотические взаимодействия в свою очередь определяют типы разделения ресурсов, представляющие собой непосредственную причину

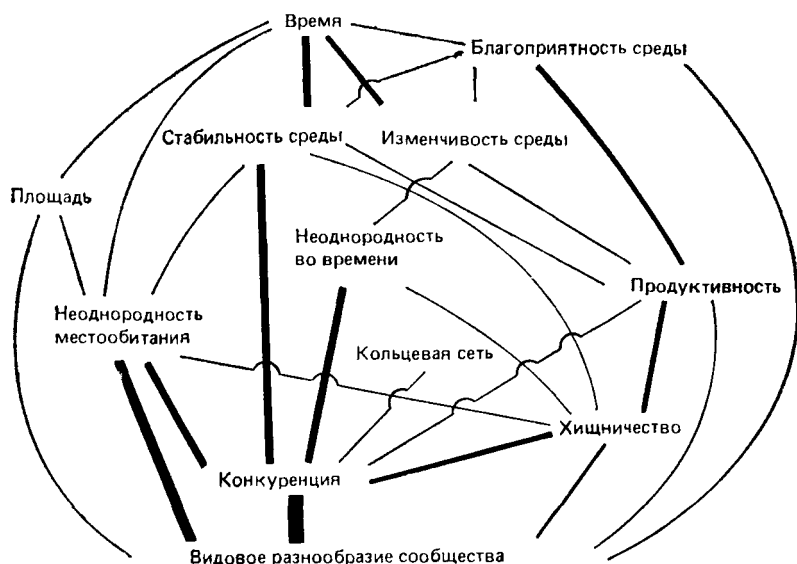


Рис 8.7 Причинно-следственная сеть факторов, которые могут влиять на видовое разнообразие сообщества. Наиболее важные взаимодействия выделены жирными линиями

сосуществования видов и тем самым — наблюдаемого видового разнообразия [228].

Зависимости, изображенные на рис. 8.7, показывают, что факторы, влияющие на конкуренцию между видами и допускающие снижение ее уровня путем разделения ресурсов, играют важнейшую роль в регуляции видового разнообразия и, следовательно, в организации сообщества. Представление о конкуренции как о главном организующем принципе в экологии получило такое широкое признание, что стало почти парадигмой.

ГЛАВА 9

Относительное обилие видов

Экологи давно уже заметили, что виды различаются по своему обилию и что сообщества, сходные по плотностям входящих в них видов, часто различаются по другому параметру — относительной значимости, или обилию, каждого вида. Было приложено немало усилий, чтобы изучить различия и закономерности относительного обилия видов, так как это, безусловно, может способствовать пониманию структуры природных сообществ [210]

Относительное обилие вида можно исследовать несколькими способами. В случае животных для этого используют плотность популяции или биомассу вида, а в случае растений важное значение имеют также покрытие, встречаемость или площадь оснований [11]. Независимо от применяемого метода выяснилось, что некоторые виды встречаются редко (низкое обилие), другие — очень часто (самые обильные виды), а многие — с той или иной промежуточной частотой даже в тех случаях, когда условия среды достаточно однородны [6, 209]. Предложены различные методы, позволяющие представить эти соотношения в графической форме; создано также несколько моделей для того, чтобы объяснить распределение обилия видов, наблюдаемое в сообществах. Обзор характерных особенностей различных моделей дал Уиттейкер [11], а поэтому мы рассмотрим их лишь вкратце. Более подробное изложение математического подхода можно найти в других работах [209, 252].

9.1. Фишеровский (логарифмический) ряд

Если нанести на ось ординат число видов, а на ось абсцисс — число особей каждого вида, то часто наблюдается характерная кривая распределения. Впервые математическое описание такого

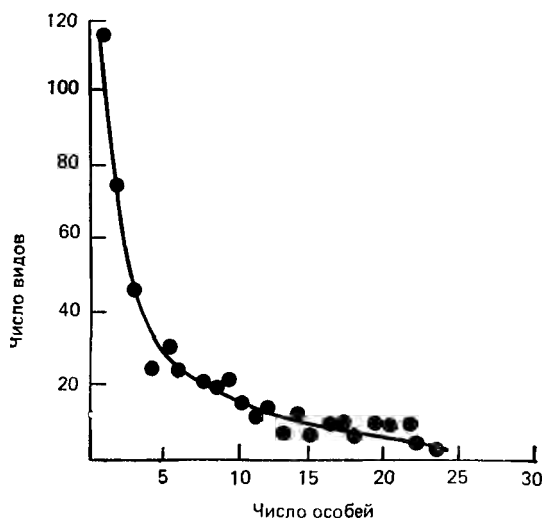


Рис. 9.1. Распределение малайских бабочек по частоте [253].

распределения дали Фишер и др. [253], изучавшие попадание бабочек в световые ловушки (рис. 9.1). Это распределение отвечает логарифмическому ряду

$$S = n_1 \left(1 + \frac{x}{2} + \frac{x^2}{3} + \dots \right),$$

где n_1 — число видов, представленных лишь одним экземпляром, $n_1 x/2$ — число видов, представленных двумя экземплярами, и т. д., а x — постоянная, которая в больших выборках приближается к единице. Эта модель довольно хорошо описывает некоторые типы выборок и соответствует части кривой логарифмически нормального распределения в области высоких значений обилия (см. далее). Однако теоретического обоснования такого ряда предложено не было, поэтому данная модель применяется лишь в редких случаях (см., например, [317]).

9.2. Логарифмически нормальное распределение

Престон [254] обнаружил, что данные по обилию видов в крупных выборках животных дают логарифмически нормальное распределение, если построить график зависимости числа видов от числа особей, объединенных в октеты, так чтобы каждый последующий октет охватывал вдвое большую область, чем предшествующий. (Виды, попадающие на границу между двумя октетами, делят между ними поровну.) Это означает, что виды

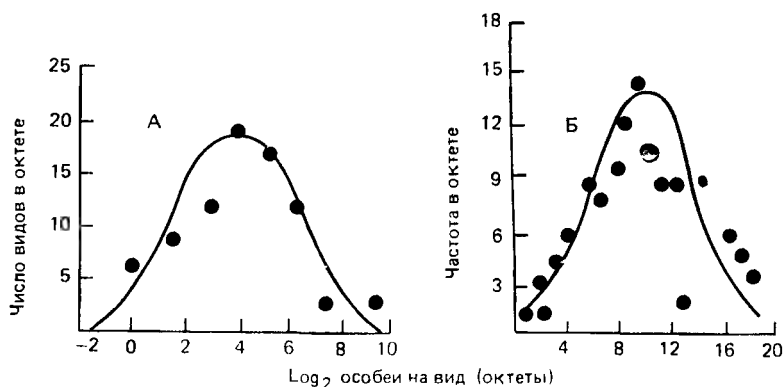


Рис. 9.2. Примеры логарифмически нормального распределения обилия видов, обнаруженного на основании: А — проводившегося в течение 10 лет учета гнездящихся птиц [255]; Б — совокупной чистой продуктивности популяций растений трех смешанных лесов [140].

распределены случайным образом вокруг некоторого среднего значения на логарифмической ($\log_2$) шкале обилия (рис. 9.2). Это распределение описывается выражением

$$N_R = N_o e^{-\left(\frac{1}{2}\right)(R\sigma)^2},$$

где N_R — число видов в октете, R — число октетов, считая от модального (N_o), а σ — стандартное отклонение данного распределения.

Подобное распределение подтверждается для многих совершенно разных групп организмов, если только выборка достаточно велика, чтобы в нее входил класс модального обилия (обычно > 100 видов). Оно обнаружено у птиц [255], диатомовых водорослей [206], пчел и цветковых растений [256], муравьев [242]; в настоящее время установлено, что такое распределение является общим правилом для выборок большого числа таксономически близких видов [210]. Дисперсия кривых (σ) довольно сходна для разных групп организмов (например, 2—3 для птиц, 3,1—4,7 для бабочек) [254]. Ее значения неодинаковы для разных сред; например, для лесных птиц на низменностях в тропиках $\sigma = 0,98$, в умеренных областях — 1,36, а на островах — 1,97 [224]. Точно так же, для диатомовых водорослей в различных реках на материке и на островах σ колеблется от 2,49 до 5,1 [206]. Результаты этих двух исследований позволяют считать, что на островах меньше видов, встречающихся с умеренной частотой, и больше обильных видов, чем на материках, подтверждая тем самым идеи, обсуждавшиеся в гл. 3.

В дополнение к приведенным выше кривым для видов можно построить кривую для особей, нанеся на ось ординат число особей каждого вида (рис. 9.3). Эта кривая часто кончается в своей максимальной точке (RN) как раз там, где сходится на нет кривая для видов (R_{max}), и тогда γ (отношение RN/R_{max}) равно 1. Эта зависимость известна под названием канонической гипотезы [225]. Она также, по-видимому, представляет собой общую зависимость для больших совокупностей таксономически

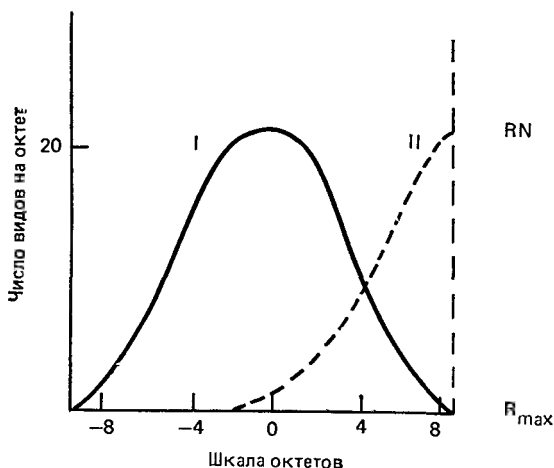


Рис. 9.3. Каноническое логарифмически нормальное распределение для ас-самблей из 178 видов птиц, построенное таким образом, чтобы средняя точка совпадала с нулем (I — виды; II — особи [255]).

близких видов и также имеет особенно важное значение для теории островной биогеографии. Из канонической гипотезы вы-

текает, что функция $a \left((2\sigma^2)^{-\frac{1}{2}} \right)$ ограничена узкими пределами ($\approx 0,2$), а постоянная Z для зависимости число видов — площадь равна 0,25 (см. гл. 7).

Однако функциональный смысл этих зависимостей вызывает большие разногласия. Они приложимы далеко не ко всем ситуациям, особенно если речь идет о мелких выборках, содержащих небольшое число видов. По мере увеличения числа видов возрастает и число факторов, определяющих их относительное обилие. Исходя из статистических соображений, центральная предельная теорема предсказывает логарифмически нормальное распределение для большой совокупности видов, на которых действуют различные независимые факторы, накладывающиеся друг на друга [209, 256]. Поэтому было высказано предположение, что такое распределение отражает законы

больших чисел и не имеет никакой биологической основы (см., например, [85, 209]). Полагают также, что наблюдаемые значения двух канонических параметров α и γ — просто устойчивая характеристика любого логарифмически нормального распределения [209]. Хотя это, возможно, и справедливо в отношении правила $\alpha = 0,2$, Сугихара [210] показал, что каноническая гипотеза $\gamma = 1$ больше соответствует данным, полученным для биологических сообществ, чем математическим законам, и таким образом отражает реальные закономерности в форме логарифмически нормального распределения в этих сообществах.

Недавно было предложено несколько моделей для объяснения логарифмически нормального распределения обилия видов. В первой из них сделано допущение, что распределение относительного обилия отражает лежащую в его основе структуру ниш и что минимальная структура ниш для сообществ носит иерархический характер, т. е. виды можно разбить на естественные группы на основании возрастающего сходства их ниш [210]. Если общее пространство ниш, занимаемое сообществом, последовательно делится между многочисленными таксономически близкими видами, входящими в это сообщество, так что каждый его фрагмент соответствует относительному видовому обилию, то такие последовательные разбиения асимптотически могут вести к логарифмически нормальному распределению частот размеров. Видообразование можно рассматривать как последовательное вырезание и обработку ниш всех таксонов, что приводит к структуре сообщества, состоящей из подразделенных таксономических гильдий. Эта модель сходна в принципе с моделью Мак-Артура (см. далее), но отличается от нее по двум

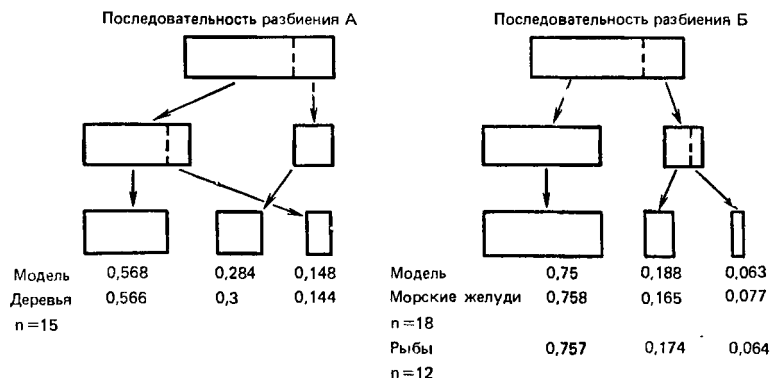


Рис. 9.4. Две возможные последовательности разбиений в модели минимальной структуры сообщества, предложенной Сугихарой, и соответствующие данные для ассамблей реальных видов [210].

важным моментам. Во-первых, «разламывания» происходят последовательно, а не одновременно, что ведет к логарифмически нормальному распределению; во-вторых, эта модель предусматривает сложные случайные разламывания, при которых несколько осей ниши отражаются на обилии видов. Сугихара приводит небольшое количество данных в пользу этой модели (рис. 9.4) и делает заключение, что она не только объясняет два повсеместно наблюдающихся канонических параметра логарифмически нормального распределения и постоянную зависимость число видов — площадь, но, кроме того, соответствует эволюционным условиям, которые, как предполагается, необходимы для возникновения видового разнообразия. Пиелу [252] описывает модель доступности ресурсов (*resource opportunity*), основанную на последовательных и случайных разбиениях одной оси ресурсов; она опять-таки ведет к логарифмически нормальному распределению.

Эти модели не допускают динамического перехода видов из одного октета в другой и основаны на предположении, что вероятностные плотности обилия у всех видов одинаковы, т. е. что они симметричны. В качестве альтернативы Агленд и Грей [257] описали асимметричную модель. Большинство сообществ имеет пятнистую структуру, и частотное распределение видов в пределах каждого отдельного пятна непредсказуемо, однако оно стабилизируется для сообщества в целом, если суммировать все пятна. В этой модели принято допущение, что составляющие сообщество виды делятся по обилию на три группы — редкие (65 %), промежуточные (25 %) и обычные (10 %), причем в пределах каждой группы соотношение видов по обилию симметрично. Из суммы таких симметричных моделей строится асимметричная модель, обеспечивающая хорошее совпадение с логарифмически нормальным распределением, которое, таким образом, основано на чисто статистических закономерностях. Подобная подгонка описывает состояние равновесия в пределах сообщества (одно из многих возможных состояний), являющееся динамическим. Например, данные за четыре года по морским бентосным сообществам хорошо соответствуют логарифмически нормальному распределению, несмотря на то, что каждый год доминирующее положение занимали разные виды [257]. Эта модель применима лишь к большим выборкам, в которых распределение обилия суммируется по многим пятнам, однако она не дает какого-либо обоснованного биологического объяснения такому распределению.

Логарифмически нормальное распределение можно с успехом использовать для описания соотношения видов по обилию в больших совокупностях видов, однако в настоящее время трудно дать ему какое-либо разумное биологическое объясне-

ние. По-видимому, по мере возрастания неоднородности выборки вследствие (а) возрастающей ее случайности, (б) влияния дополнительных факторов среды и (в) уменьшающегося влияния взаимодействий между видами распределение относительного обилия приближается к логарифмически нормальному.

9.3. Гипотеза «разломанной палки» или случайной границы ниши

Эта модель, предложенная Мак-Артуром [258], основана на биологическом допущении, что обилие каждого вида определяется случайным разделением какого-либо существенного параметра ниши между видами без перекрыwania между ними. Предполагается, что используются все ресурсы, что конкурентоспособность каждого вида представляет собой случайную переменную, а число видов задается изначально, а не выводится на основе модели. Согласно этой гипотезе, для того чтобы предсказать относительное обилие S видов, следует принять, что ресурсы распределены вдоль некой палки, на которой случайно выбирают $S-1$ точек, и разламывают палку в этих точках. Длина получающихся при этом частей пропорциональна относительному обилию (или величине ниши) каждого вида и может быть задана рядом

$$Pr = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r 1/(S-i+1),$$

где S — число видов, N — число особей в выборке, i — место вида в последовательности от наименее к наиболее обильным видам, а r — место вида с относительным обилием Pr в этой последовательности. Если расположить относительные обилия на логарифмической шкале в порядке уменьшения, то их распределение почти всегда оказывается линейным (рис. 9.5). Эта модель в том виде, в каком она задумана, соответствует сообществу.

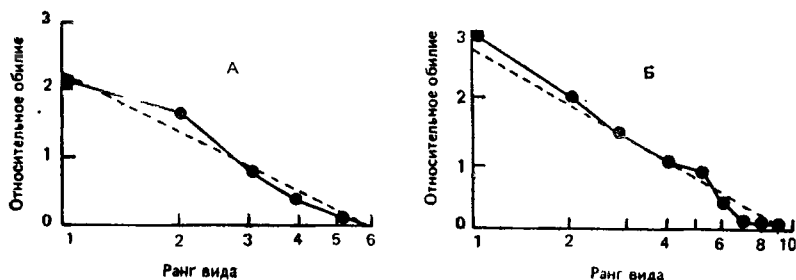


Рис. 9.5. Примеры распределения видового обилия по принципу «разломанной палки». А. Ассамблея рыб (сем. Percidae). Б. Офиуры; прерывистая линия — ожидаемое, сплошная — наблюдаемое распределение [259].

в котором виды конкурируют между собой, причем каждый вид исключает для всех других возможность использовать те ресурсы, которые он потребляет.

После того как эта модель была опубликована, накопились данные, как подтверждающие, так и отвергающие ее [259, 260]. По-видимому, она больше всего подходит для видов в состоянии довольно устойчивого равновесия, отличающихся крупными общими размерами и длительными жизненными циклами [259], таксономически очень близкими и находящимися в конкурентных взаимодействиях друг с другом [11]. Среди птиц, хищных брюхоногих моллюсков и рыб часто наблюдаются соотношения обилия, соответствующие модели «разломанной палки». К видам с небольшими общими размерами и относительно коротким жизненным циклом или к экологически гибким видам, численность популяций которых подвержена колебаниям, такая модель обычно неприменима (см., например, [318]). Ее ни разу не удалось успешно использовать в случае растительных ассамблей [11].

Правильность модели «разломанной палки» подвергается сомнениям, поскольку в общем и целом она может привести к недооценке наиболее обильных видов и переоценке наименее обильных [261]. Мак-Артур [262] также отметил, что он уже не считает свою модель реалистичной. Такое же распределение относительного обилия можно предсказать при помощи моделей, которые не включают в число принимаемых допущений конкуренцию или какие-либо другие взаимодействия между видами. И «экспоненциальная» модель Коэна [263], и модель «открытого сообщества» Риклефса [10] соответствуют распределению по типу «разломанной палки». Если соотношение обилия видов представляет собой результат равномерного по самой своей природе разделения какого-либо важного ресурса среды, то это статистически приведет к распределению по типу «разломанной палки» [209]. Данные, удовлетворяющие такому распределению, не служат подтверждением именно модели Мак-Артура, но свидетельствуют о в общем равномерном разделении какого-то главного ресурса между видами сообщества. Это противоречит представлению о взаимодействии многих независимых факторов, присущем логарифмически нормальному распределению видового обилия.

9.4. Гипотеза преимущественного захвата или гипотеза геометрического ряда

В противоположность представлению о равномерном случайном распределении ресурсов, принимаемому гипотезой «разломанной палки», Уиттейкер [140] выдвинул идею «преимущественного

захвата ниши». Согласно этой гипотезе, доминирующую роль в сообществе опять-таки играет какой-либо один фактор, но размеры гиперпространств ниш (а следовательно, и относительные обилия видов) определяются тем, что некоторые виды первыми захватывают части этого пространства, предоставляя остальным видам занимать оставшуюся часть. Первый или доминантный вид в этой последовательности занимает долю k гиперпространства ресурсов, второй вид — долю K гиперпространства, не занятого первым видом, и так далее. Преимущественный захват ниши влечет за собой распределение обилия видов, образующее геометрическую прогрессию [209], при котором обилие вида i (P_i) в последовательности от наиболее к наименее обильному выражается формулой

$$P_i = P_1 C^{i-1},$$

где C — геометрическое отношение видов (относительное обилие вида i /относительное обилие предыдущего вида). Этот ряд сходится к $1 - K$ [11]. Он продолжается до тех пор, пока самый редкий вид не даст все оставшееся обилие. В известных условиях преимущественный захват ниши может привести к логарифмическому распределению [209]. В этой модели не делается допущения, что доминантный вид первым колонизирует местообитание; предполагается, однако, что между видами существует некая форма конкурентного равновесия и что они потребляют примерно равные доли ресурсов, на которые не претендуют более сильные конкуренты. Это подразумевает сильное доминирование в сообществе, так что в выборке такого же объема редкие виды будут встречаться гораздо реже, чем в случае логарифмически нормального распределения. Если построить



Рис 96 Геометрическое распределение относительного обилия [140].

график зависимости логарифма обилия видов от их ранга, то эта модель будет соответствовать линейной зависимости (рис. 9.6). Такое распределение имеет надежную биологическую основу. Его можно с успехом применять к ассамблеям сосудистых растений на ранних стадиях сукцессии или в суровых условиях среды, где сообщества состоят из небольшого числа видов с сильно выраженным доминированием; в таких случаях оно дает крутую кривую [140]. Менее крутая кривая получается для ассамблей с умеренным разнообразием в менее суровых средах. Такая модель соответствует также отдельным частям многих сообществ с более высоким разнообразием (например, каждому ярусу лесной растительности) [6, 11], а распределение по рангам обилия групп насекомых дает геометрический ряд на ранних стадиях сукцессии [264].

9.5. Заключение

Эти различные модели образуют семейство взаимно пересекающихся кривых, в чем легко убедиться, если одновременно построить графики зависимости предсказываемых распределений логарифмов обилия от ранга видов (рис. 9.7). Когда динамика сообщества зависит главным образом от какого-либо одного фактора, пригодна модель «разломанной палки» как статистически реалистичное выражение равномерного распределения. Логарифмический ряд — это статистическое выражение неравномерного процесса, при котором возможен преимущественный захват ниш и идеальная форма которого описывается геометрической прогрессией [209]. Промежуточное положение между этими крайностями занимает логарифмически нормальное распределение, возникающее в среде, подверженной случайным флуктуациям, и(или) когда в динамике обширной ассамблеи видов важную роль играют несколько факторов. Соответствие распределения обилия той или иной из этих моделей, по всей вероятности, выражает нечто существенное, касающееся данной группы видов. Вместо того чтобы выбирать модель, которая лучше всего описывает относительные обилия видов, следует выяснять, в каких случаях и почему они в данном сообществе приближаются к одному из рассмотренных распределений.

Распределения по типу «разломанной палки» следует ожидать во всех тех случаях, когда небольшая экологически однородная группа видов делит между собой случайным образом фиксированное количество какого-либо важнейшего ресурса. Регулирующим фактором не обязательно должна быть конкуренция, однако соответствие этой модели означает доминирующую роль какого-то одного фактора. Складывающееся в результате распределение видового обилия значительно более

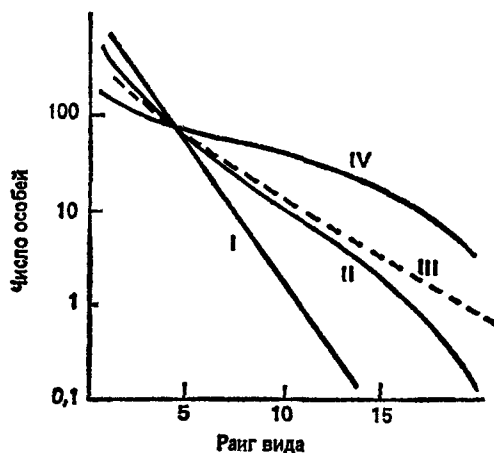


Рис. 9.7. Графики распределения обилия видов, предсказываемого четырьмя различными моделями: I — геометрический ряд; II — логарифмически нормальное распределение; III — логарифмический ряд; IV — «разломанная палка» [11].

равномерно, чем в случае логарифмически нормального распределения.

Если в сообществе доминирующее значение имеет опять-таки какой-то один фактор, но пространство ниши разделено по иерархическому принципу, то следует ожидать логарифмического или геометрического распределения обилия, которое гораздо менее равномерно, чем логарифмически нормальное распределение. Эта модель пригодна для описания простых сообществ с сильно выраженным доминированием (например, на ранних стадиях сукцессии или в суровых климатических условиях), а также отдельных частей более крупных сообществ.

После того как несколько независимых факторов приобретают важное значение, картина относительного обилия соответствует логарифмически нормальному распределению. К такому распределению приближаются сообщества, богатые видами, или выборки видов из целого ряда сред и сообществ. Биологическая основа этой модели мало понятна, и она не дает информации об экологических взаимодействиях между популяциями, входящими в одно и то же сообщество, поскольку многие виды, оказавшиеся в такой выборке, могут никогда не встречаться вместе в природе. Действительно, логарифмически нормальное распределение получается при сочетании мелких выборок, в которых распределение обилия может быть геометрическим, логарифмически нормальным или соответствовать модели «разломанной палки» [11].

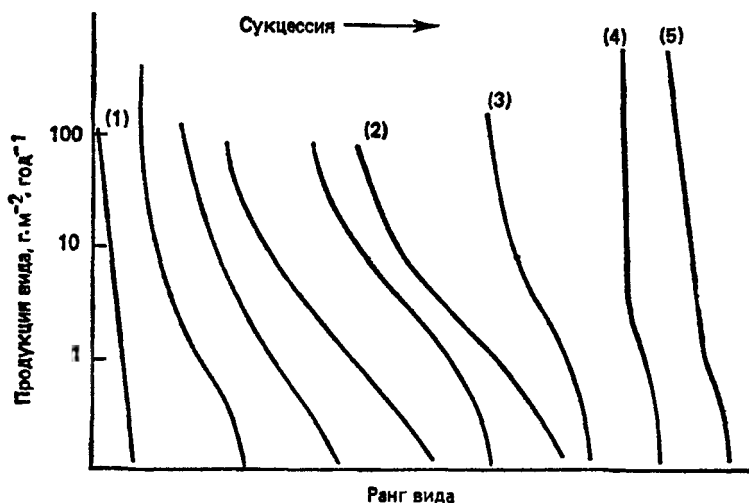


Рис. 9.8. Распределение обилия видов в процессе сукцессии от залежи к сложному бору. Для исходного залежного сообщества (1) характерно геометрическое распределение. На более поздней стадии травяной растительности (2) распределение приближается к логарифмически нормальному. На стадии (3) в ассоциацию проникают древесные растения, которые постепенно становятся мощными доминантами (4), что ведет к понижению видового разнообразия. Кривая (5) отражает начало вторичного возрастания видового разнообразия [11].

Геометрическое и логарифмически нормальное распределения могут на самом деле отражать крайности в величине выборки. Например, если объединить все данные по биомассе калифорнийских злаковых лугов, то получится логарифмически нормальное распределение. Если же постепенно выделять данные по отдельным травостоям, то распределение все больше и больше отклоняется от логарифмически нормального, приближаясь к геометрическому [6]. Подобным же образом в двух выборках, взятых дночерпателем из соседних участков морского бентосного сообщества, обычно наблюдается совершенно разная картина доминирования, но если объединить пять или более выборок, то получится логарифмически нормальное распределение [257]. В небольших масштабах характер распределения сильнее зависит от биологических факторов, таких как хищничество, конкуренция, пополнение, дифференциальная смертность и т. п., поэтому, возможно, что геометрическое распределение описывает разделение пространства реализованных ниш между сосуществующими популяциями или в пределах отдельных гильдий. А логарифмически нормальное распределение, вероятно, описывает разделение пространства реализованных ниш между разными гильдиями или даже сообществами.

Изменения в распределении видового обилия наблюдаются также в процессе сукцессии. Для ранних стадий сукцессии характерно геометрическое распределение, но в дальнейшем, по-видимому, на окончательный состав сообщества оказывает воздействие множество экологических факторов, что приводит к сдвигу в сторону логарифмически нормального распределения обилия (рис. 9.8). Это было показано для растительных сукцессий (хотя на поздних стадиях может произойти возврат к доминированию и геометрическому распределению [111]) и для групп насекомых, в которых распределение обилия видов с течением сукцессии постепенно становилось более равномерным [264]. Этот сдвиг может быть прямым следствием возрастания неоднородности местообитания в соответствии с обсуждавшейся выше моделью равновесия сообщества [257]. Изменение этой картины на противоположную наблюдается при загрязнении зрелых сообществ [7], когда вновь становится необходимой адаптация к какому-то одному доминирующему фактору.

Возникновение логарифмически нормального распределения при сочетании геометрических рядов свидетельствует о том, что лишь немногие виды обладают одновременно (а) широкой встречаемостью и высоким обилием или (б) ограниченной встречаемостью и низким обилием и что большинство видов (в) встречается со средним обилием в среднем числе сообществ, (г) достигает высокого обилия в небольшом числе сообществ или (д) встречается с низким обилием в большом числе сообществ [6].

Изучение распределений относительного обилия все больше убеждает в том, что получаемые при этом графики можно лишь в ограниченной степени использовать для интерпретации взаимоотношений в сообществах и что это направление, вопреки возлагавшимся на него надеждам, не позволяет достаточно хорошо разобраться в структуре сообщества. Тем не менее рассмотренные здесь исследования пролили некоторый свет на зависимости между структурой и функциями сообщества, причем их результаты соответствуют данным, полученным при других подходах (см., например, гл. 3 и 6), а новые модели, разрабатываемые в направлении, начатом Сугихарой, по-видимому, позволяют надеяться на определенные успехи в будущем.

ГЛАВА 10

Структура сообщества — закономерности и правила

В структуре сообщества воплощаются все различные способы связи и взаимодействия между отдельными его членами, что приводит к установлению определенных закономерностей в распределении ресурсов и обилия составляющих сообщество видов в пространстве и во времени. На основании двух показателей организации сообщества, а именно — видового богатства и относительного обилия, автор пытался ответить на ряд вопросов, которые могут помочь выявлению закономерностей и правил, связанных со структурой природных сообществ (см. гл. 1).

10.1. Закономерности в структуре сообществ

Удалось ли действительно выявить какие-либо закономерности в организации сообществ? По-видимому, ответ на этот вопрос должен быть утвердительным; самые очевидные из этих закономерностей сформулированы ниже.

1. Межвидовые взаимодействия (а именно — конкуренция и хищничество) обычно сужают нишу каждого вида по сравнению с размерами, допускаемыми его физиологией или морфологией.

2. Внутривидовая конкуренция ведет к расширению ниши, а межвидовая — к ее сужению.

3. Если виды очень сходны или если при сокращении ресурсов конкуренция усиливается, то возможно конкурентное исключение видов из областей перекрывания ниш.

4. В пределах отдельных видов и между видами, относящимися к одной гильдии, могут существовать экологически значимые различия в размерах, если они разделены по градиенту одного из главных ресурсов.

5. В гильдиях, обедненных видами, происходит компенсация плотностью или экологическое высвобождение.

6. Если ареалы видов, сходных при аллопатрии, в условиях симпатрии перекрываются, то может произойти сдвиг ниши или смещение признаков.

7. У сосуществующих видов ниши разделены: у животных — по трем главным измерениям (временному, пространственному и трофическому), а у растений — обычно по двум (временному и пространственному).

8. Хищничество оказывает более сильное воздействие на ассамблеи растений, чем на ассамблеи животных, однако его влияние на видовое разнообразие зависит от числа сильно взаимодействующих трофических уровней.

9. Сообщества достигают насыщения видами на протяжении экологического или эволюционного времени.

10. На макрогеографическом уровне виды замещают друг друга горизонтально, при переходе от одного местообитания к другому.

11. В большинстве групп организмов наблюдаются изменения видового богатства по градиенту географической широты.

12. В обширных областях обитает больше видов, чем в малых.

13. В местообитаниях со сложной средой видов больше, чем в простых местообитаниях.

14. В устойчивых местообитаниях видов больше и они занимают более узкие ниши, чем в кратковременных.

15. Распределение по обилию в больших совокупностях таксономически близких видов обычно соответствует каноническому логарифмически нормальному распределению.

16. В небольших совокупностях близких видов или в простых сообществах относительное обилие видов обычно контролируется одним доминирующим фактором или ресурсом. Это ведет к распределению по типу «разломанной палки» или к геометрическому ряду в зависимости от равномерного или неравномерного разделения ресурсов между видами.

17. Лишь немногие виды встречаются во многих местообитаниях, отличаясь при этом высоким обилием, или же встречаются в очень немногих местообитаниях и притом редко. Для большинства видов характерно среднее обилие в среднем числе сообществ, высокое обилие в нескольких или низкое во многих сообществах.

Гипотеза конкуренции позволяет дать наиболее правдоподобное объяснение большинству из этих закономерностей. Эта гипотеза, однако, исходит из того, что в основе структуры сообществ лежат взаимодействия между видами.

10.2. Сообщества — случайные или структурированные группировки видов?

Действительно ли сообщества обладают определенной структурой или это просто случайные совокупности невзаимодействующих между собой организмов? Любой случайный набор множества неидентичных объектов имеет какие-то свойства, которые придают ему видимость структуры, даже если эти объекты не взаимодействуют между собой. Это обусловлено законом больших чисел. Известно немало примеров, когда на уровне отдельного вида мир представляется хаотичным, а на уровне сообщества — постоянным и предсказуемым [7]. Имеются также данные, позволяющие предполагать, что виды в сообществах подобраны неслучайным образом, и математические методы, при помощи которых можно доказать справедливость такого предположения.

10.2.1. Сверхдисперсия ниш

Если пределы допустимого сходства между нишами сосуществующих видов сочетаются с эффектами конкуренции между этими видами, то должно возникнуть упорядоченное (равномерно

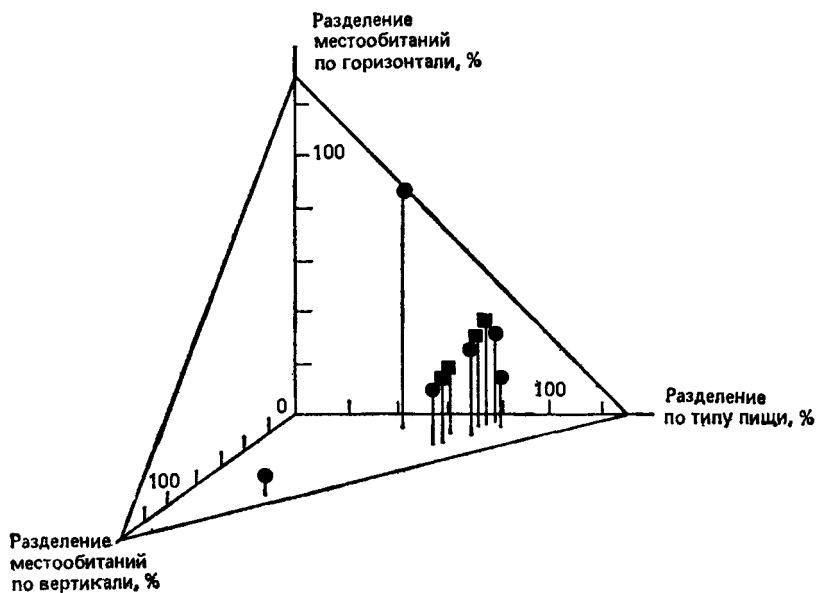


Рис. 10.1. Среднее разделение ниш по трем измерениям в десяти ассамблеях луговых птиц. Квадраты — южноамериканские ассамблеи, кружки — североамериканские [135].

распределенное в пространстве) разделение видов в пространстве ниш (в сущности уравнивание этих двух сил). В таких случаях альтернативная, или «нулевая», гипотеза случайно возникающих различий между нишами должна быть отброшена. Это явление получило название сверхдисперсии ниш [136]. При одном измерении ресурса «правило» Хатчинсона дает доказательства того, что виды распределены по градиенту этого ресурса неслучайным образом. Более подробное изучение десяти ассамблей луговых птиц по трем измерениям ниш показало, что, хотя относительное значение разных измерений для разделения видовых ниш в разных ассамблеях неодинаково, разделение ниш в целом отличается удивительным постоянством (рис. 10.1). Это позволяет считать, что изучавшиеся виды достигли определенного лимитирующего сходства и что их ниши сверхдисперсно распределены в общем пространстве ниш. Признаки сверхдисперсии обнаружены также в ассамблеях ящериц [41, 107, 136], летучих мышей [66] и кишечных паразитов [318].

10.2.2. Распространение видов на островах

Изучение распространения птиц, постоянно обитающих на десятках островов многих архипелагов, показало, что распределение видов по островам значительно отличается от случайного (это было установлено путем сопоставления наблюдаемых фактов со случайными образованными сочетаниями) [85, 213]. Изучение частоты обновления видов на островах также показало, что число видов, которые обновляются быстро или не обновляются вовсе, больше, чем следовало бы ожидать, если бы различия между видами по скорости обновления были просто случайными [85]. Неслучайный характер этих явлений можно частично объяснить исходя из требований, предъявляемых видами к местообитанию и площади (минимальные размеры популяции или территории), а также различий между видами по скорости иммиграции и вымирания. Этими факторами, однако, нельзя объяснить многочисленные случаи отсутствия видов на подходящих для них островах; напрашивается вывод, что дело здесь во взаимодействиих между видами. К такому заключению привело также развитие нулевой гипотезы «поделенного острова», которая позволяет вычислить вероятность того, что два вида сосуществуют на ряде островов чисто случайно [226] (при условии полной дисперсии ниш). Анализ данных о распространении в пределах архипелагов нескольких пар видов птиц и более сложных пятивидовых ассамблей говорит о том, что распределение видов упорядочено, причем на процесс колонизации островов, возможно, оказывают влияние конкурентные взаимодействия. Аналогичные исследования видов ящериц и

птиц на 34 группах островов также показали, что их распространение сильно отличается от случайного [214]. Дальнейшие данные получены в результате изучения ассамблей муравьев на мелких мангровых островах Флорида-Кис и экспериментальных интродукций видов в эти ассамблеи [292]. Характер распределения видов складывается здесь неслучайным образом, и сами ассамблеи не представляют собой случайные сочетания видов. Интерференционная конкуренция в форме агрессивных взаимодействий исключает возможность сосуществования некоторых пар видов, а присутствие так называемых первичных видов оказалось критическим фактором, препятствующим заселению в остальном подходящего острова так называемыми вторичными видами.

10.2.3. Правила образования ассамблей

Если сообщества слагаются случайным образом, то на островах одного архипелага или в пределах локально симпатрических групп в небольших по площади местообитаниях возможны любые сочетания видов из некоторого видового фонда. Однако в ряде исследований было показано, что на самом деле встречаются только некоторые сочетания видов, и это снова подчеркивает неслучайный характер многих ассамблей. Ассамблеи птиц, образующие островные сообщества, по-видимому, обладают следующими особенностями [213].

1. Близкие виды могут сосуществовать в природе лишь в некоторых определенных сочетаниях.

2. Допустимые сочетания видов противостоят вторжению пришельцев, которые превратили бы их в запрещенные сочетания.

3. Сочетания, устойчивые на больших или богатых видами островах, могут оказаться неустойчивыми на островах мелких или бедных видами.

4. Сочетания видов могут противостоят на небольших бедных видами островах пришельцу, который смог бы включиться в сообщество на больших островах, богатых видами

5. Между некоторыми парами видов сосуществования не наблюдается никогда.

6. Некоторые пары видов сами по себе образуют неустойчивые сочетания, которые, однако, могут входить в состав более крупного устойчивого сочетания видов.

7. И наоборот, некоторые сочетания, состоящие целиком из устойчивых подсочетаний, сами могут быть неустойчивыми.

На основании изучения пустынных грызунов (см. *Heteromysidae*) было предсказано для них 11 возможных сочетаний видов, однако до сих пор обнаружено только четыре сочетания [108]. Из этого был сделан вывод, что грызунов, собранных в локаль-

но симпатрические группы, нельзя считать случайным подмножеством имеющейся фауны.

Встречаемость тех или иных сочетаний видов ограничивается имеющимися ресурсами, характеристиками ниши каждого вида и типом разделения ниш. Ограниченное пространство ресурсов в отдельном участке местообитания может быть использовано наилучшим образом особым сочетанием видов, оставляющим неиспользованными меньше ресурсов, чем запрещенное сочетание такого же числа видов [108, 213]. Таким образом, по прошествии известного эволюционного времени мы наблюдаем те ассамблеи, которые достигли максимально возможной упаковки ниш в пространстве ресурсов, ограниченной имеющимися ресурсами и лимитирующим сходством. Эти насыщенные ассамблеи не допускают вторжения других видов, тогда как воображаемые ассамблеи, основанные на случайных сочетаниях, являются ненасыщенными [108].

10.2.4. Конвергенция сообществ

Если виды объединяются в сообщества неслучайным образом, то в структуре сообществ из различных географических областей, населенных независимо эволюционировавшими биотами, но имеющих сходные физические условия, должна наблюдаться конвергенция [7, 213]. Например, феномен биома свидетельствует о сходстве между реакциями сообществ на факторы среды. Дождевые леса Африки и Южной Америки населены растениями и животными с различной эволюционной историей, но сходными адаптациями. Широкое распространение зависимости видового разнообразия от географической широты также указывает на определенную конвергенцию в организации сообществ.

Можно привести множество других примеров, позволяющих считать, что между ассамблеями птиц на разных континентах существует конвергентное сходство (например, рис. 7.6 и 10.1).

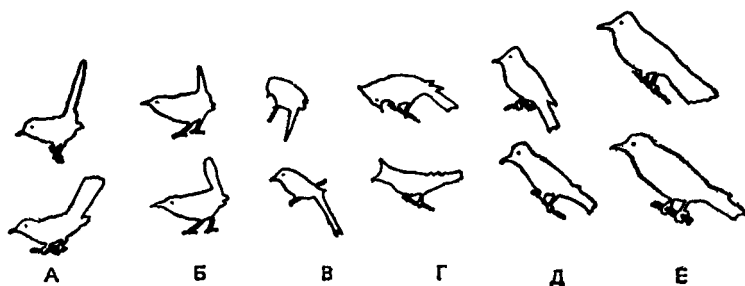


Рис. 10.2 Конвергенция по внешнему виду и размерам четырех насекомоядных птиц растительного полога (А — Г) и двух внепологовых мухоловок (Д и Е) в калифорнийском чапаррале (верхний ряд) и чилийском маторрале (нижний ряд) [270].

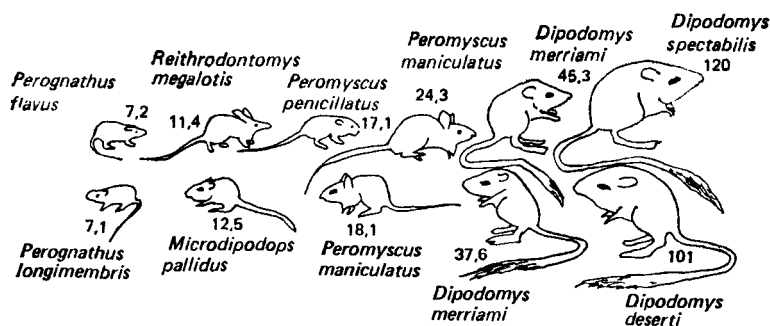


Рис. 10.3. Конвергенция структуры между шестивидовой ассамблеей грызунов в пустыне Сонора (верхний ряд) и пятивидовой ассамблеей в пустыне Большого Бассейна (нижний ряд). Числа указывают среднюю массу тела в граммах [58].

Это явление может в конечном счете привести к конвергенции внешнего облика членов таких ассамблей, в основе которой лежит сходство в способе разделения между ними ресурсов (рис. 10.2). Ассамблеи рыб, обитающих среди коралловых рифов в разных участках обширных рифовых построек Атлантического и Тихого океанов, очень сходны; их пространственно-временное сходство отмечено также в одинаковых локальных местообитаниях на Большом Барьерном рифе (Австралия) [134]. Для видов зерноядных грызунов, входящих в ассамблеи охотно заселяемых песчаных местообитаний в разных пустынях, также характерны замечательные параллели в общих размерах и способах добывания пищи, несмотря на то, что эти виды могут принадлежать к различным родам и семействам (рис. 10.3). Самые мелкие виды имеют почти одинаковые размеры, но для того, чтобы стало возможным включение еще одного мелкого вида, у других членов гильдии в пустыне Сонора общие размеры увеличиваются по сравнению с размерами их экологических аналогов в Большом Бассейне. Такого рода небольшое различие в уровне упаковки видов между сравнимыми ассамблеями обнаружено также у птиц. Например, в африканском скрабе обитает на 1—5 видов больше, чем в равноценных ему местообитаниях Калифорнии и Чили [42]. Однако общее пространство ниш для птиц или зерноядных грызунов в разных географических регионах может быть очень сходным. Число возможных способов использования этого пространства ограничено, причем каждый вид ведет себя по-своему, будучи частично лимитирован поведением других видов данной ассамблеи. Случай, исторические обстоятельства, обусловленные видообразованием и географическими преградами, различия в возрасте регионов или конфигурация окружающих местообитаний — все

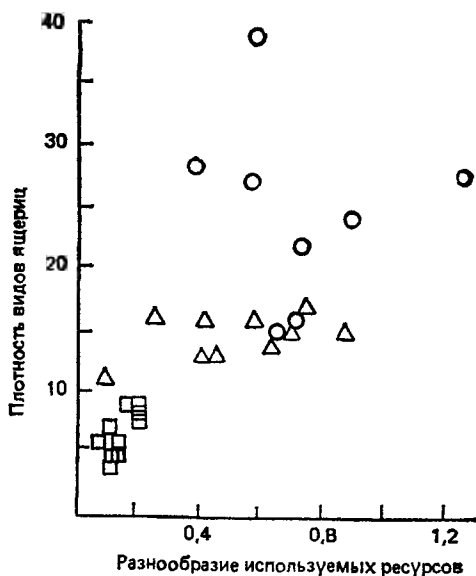


Рис. 10.4. Зависимость между плотностью видов ящериц и общим разнообразием ресурсов, используемых по трем измерениям ниши (пища, микроэкологическая среда и время активности). Квадратики — Северная Америка, треугольники — пустыня Калахари (Африка), кружки — Австралия [41].

эти факторы влияют на видовой состав различных сообществ и могут привести к обеднению видами. При этом имеющиеся виды могут потреблять по крайней мере часть ресурсов, обычно используемых отсутствующими видами, что позволяет объяснить мелкие структурные различия, часто наблюдаемые между сравнимыми сообществами.

Известны, однако, примеры, когда общее пространство ниш для организма или ассамблеи определенного типа различается в разных сравниваемых областях. Это проявляется в глубоких экологических различиях между фаунами наземных позвоночных США и Австралии [14]. Австралийские ящерицы занимают широкий диапазон ниш, присвоив многие экологические роли, которые в Северной Америке принадлежат млекопитающим, птицам, змеям и хищным членистоногим. Например, в пустынях Северной Америки встречается в среднем 8 видов ящериц, в пустыне Калахари в Южной Африке — 15, а в Австралии — 28 [107]. Это увеличение числа видов стало возможным благодаря изменению разнообразия ресурсов, используемых ассамблеями ящериц в целом, а не за счет сокращения средней величины ниши или степени перекрытия ниш отдельных видов (рис. 10.4). В самом деле, среднее расстояние до морфологи-

чески ближайшего соседа в Австралии оказалось наибольшим, так что с точки зрения морфологии своих членов австралийские ассамблеи имеют более открытую структуру, чем ассамблеи двух других континентов [10]. Можно было бы предположить, что ассамблеи или гильдии сами конкурируют в пространстве ресурсов с другими типами организмов или гильдий. Там, где по историческим или иным причинам других типов меньше, например, в Австралии (где меньше змей, млекопитающих и птиц), у отдельной гильдии или ассамблеи может произойти конкурентное высвобождение и, возможно, адаптивная радиация за счет расширения общего пространства используемых ниш. В других местах, где обитает много различных типов организмов (в частности, в Северной Америке), отдельные гильдии или ассамблеи будут «сжаты» в пространстве ниш, поскольку степень упаковки ниш и диффузной конкуренции высока. Любое увеличение видового разнообразия возможно только за счет уменьшения ширины ниш и (или) увеличения их перекрывания. При сравнении столь различных областей, очевидно, нельзя обнаружить признаков конвергенции сообществ, несмотря на то, что в основе их организации в обоих случаях лежит один и тот же фактор — конкуренция.

10.2.5. Как происходит добавление новых видов к сообществам?

В начале гл. 8 было сказано, что различия в видовом разнообразии сообществ могут быть обусловлены тремя потенциально взаимодействующими факторами: разнообразием имеющихся ресурсов, шириной ниш видов, входящих в сообщества, и степенью перекрывания ниш. Однако относительное значение этих факторов, по-видимому, изменяется в зависимости от степени насыщения сравниваемых сообществ. Примером служит изучение разнообразия птиц на островах Тихого океана [57]. На мелких островах обитают от 30 до 50 видов птиц, причем вес тела у пары морфологически ближайших соседей различается примерно в четыре раза. Эти птицы занимают обширные ниши, а поэтому им необходимы большие межвидовые различия для снижения конкуренции. На более крупных островах число видов птиц приближается к 100; обеспечение ресурсами дополнительных видов достигается за счет увеличения перекрывания ниш, а отношение веса тела у ближайших соседей уменьшается до 2. Виды упакованы более плотно, но конкуренция понижена за счет некоторого сужения ниш. На Новой Гвинее обитает 513 видов, но дальнейшего уменьшения разницы средних весов ближайших соседей не происходит, так что и перекрывание ниш не возрастает. Включение дополнительных видов достигается за счет расширения спектра общих размеров птиц (появ-

ление более мелких и более крупных видов), а тем самым и диапазона ресурсов, используемых ассамблеями, а также за счет более тонкого подразделения пространства или способов фуражирования (уменьшение ниш).

Увеличение видового разнообразия просто за счет увеличения перекрывания ниш встречается нечасто. Как говорилось в гл. 3, гипотеза перекрывания ниш предсказывает, что с увеличением видового разнообразия это перекрывание должно фактически уменьшаться. Добавление видов к сообществу достигается поэтому за счет сокращения ширины ниши и (или) расширения спектра ресурсов. Известно много примеров, демонстрирующих уменьшение ширины ниши и перекрывания с увеличением видового разнообразия, однако общий диапазон ресурсов при этом изменялся мало. Примеры эти касаются деревьев, трав и кустарников (рис. 3.7), видов растений в залежных сукцессиях [75], беспозвоночных, обитающих на деревьях [250], гильдий игуан рода *Anolis* [26] и птиц [42]. Другие примеры свидетельствуют о повышении видового разнообразия за счет увеличения спектра ресурсов почти без изменений ширины ниш. Это наблюдается в обсуждавшихся выше фаунах ящериц, где общий объем занимаемого ими пространства ниш возрастает в тех областях, где фауна рептилий более разнообразна (рис. 10.4), так что число видов примерно пропорционально разнообразию используемых ресурсов. Анализ морфологических признаков в ассамблеях птиц [10, 43, 319] и летучих мышей [66, 118] показывает, что расстояния до ближайшего соседа относительно постоянны, несмотря на различия в видовом разнообразии, тогда как общий диапазон морфологической изменчивости возрастает прямо пропорционально числу видов. Анализ внешнего вида и поведенческих признаков бабочек приводит к такому же выводу [10]. Эти результаты позволяют считать, что существует некий уровень лимитирующего сходства, ниже которого конкуренция исключает возможность сосуществования видов. В таких случаях добавление видов к ассамблеям или гильдиям происходит только при возрастании экологических возможностей, т. е. при увеличении общего пространства ниш и разнообразия экологических ролей в ассамблее. В заключение следует сказать, что одновременное увеличение разнообразия видов и перекрывания их ниш возможно, по-видимому, только в том случае, когда ассамблеи явно ненасыщенны, вплоть до некоторого максимально допустимого уровня перекрывания. Любое дальнейшее увеличение числа видов требует более плотной их упаковки за счет сужения ниш. Это также должно иметь известный предел, при котором гильдия или ассамблея становятся насыщенными и используют имеющиеся ресурсы оптимальным образом. Дальнейшее обогащение гильдии или

ассамблей видами может происходить только за счет расширения используемого ею спектра ресурсов.

10.2.6. Нейтральные модели

На нейтральных моделях структуры сообщества основана нулевая гипотеза, с которой можно сопоставлять закономерности, обнаруживаемые при анализе сообществ. Некоторые модели основаны на случайном выборе множества потенциально конкурирующих видов или на случайном размещении нескольких кривых использования по какой-либо оси ресурса (см., например, [267, 320]). Если конкуренция вызвала эволюционную дивергенцию видов, то следует ожидать, что сходство между видами в наблюдаемой ассамблее будет значительно ниже, чем в нейтральной случайной ассамблее. В некоторых исследованиях не было обнаружено заметных различий в перекрывании или разделении видовых ниш в природе и в таких рандомизированных моделях (например, в ассамблеях прямокрылых [258]). Из этого приходится сделать вывод, что конкуренция не была одним из организующих факторов этих ассамблей. Между тем, как показали многие другие исследования, среднее сходство и средняя степень перекрывания между видами в наблюдаемых ассамблеях значительно ниже, что свидетельствует о важной роли конкуренции в их организации (например, в ассамблеях ящериц [267, 321]).

Другой способ использования нейтральной модели состоит в изучении вероятного распределения относительного обилия S видов при отсутствии биологических взаимодействий [272]. В реальных ассамблеях птиц, рыб, насекомых и растений наблюдается меньшее число видов или более сильное доминирование нескольких часто встречающихся видов, чем предсказывает нейтральная модель. Это несоответствие наиболее велико в тропических ассамблеях, где биотические влияния, вероятно, выражены сильнее.

В настоящее время этот подход используется в некоторых исследованиях структуры сообществ, однако полезность и обоснованность таких нулевых моделей вызывает горячие споры; особенно много разногласий связано с моделями, рассматривающими случайные сообщества без взаимодействий как единственную логическую альтернативу структурированным сообществам, основанным на взаимодействиях (противоположные точки зрения см. [320, 322] и [301, 323]).

10.3. Правила организации сообществ

В организации сообществ вырисовывается несколько «основных правил», ведущих в свою очередь к закономерностям, рассмотренным в предшествующих разделах.

1. Видовое разнообразие сообществ не может возрастать бесконечно. В равновесных сообществах максимальное число видов определяется общим пространством ниш и лимитирующим сходством между видами, зависящим от конкуренции. Степень лимитирующего сходства может быть выявлена только в тех случаях, когда виды дифференцируются лишь по какой-либо одной оси ресурса. Виды животных, потребляющие сходные пищевые ресурсы, должны различаться в 1,3 раза по общим размерам или в 2 раза по весу. Если разделение видов в пространстве ниш происходит по более чем одному измерению, то лимитирующее сходство сохраняется, но его трудно выразить количественно. Дробление пространства ниш может идти в пределах, устанавливаемых максимальным или оптимальным уровнем использования видами имеющихся ресурсов. В неравновесных сообществах насыщение видами и лимитирующее сходство выявить трудно. В любом случае предельное число видов будет зависеть от соотношения между наличием ресурсов и потребностью в них, а также от того, является ли состояние неравновесия постоянной или преходящей чертой данного сообщества.

2. Увеличение разнообразия ресурсов, к которым может возникнуть специализация, происходит в условиях ослабленной межвидовой конкуренции (например, в обедненных биотах). Согласно гипотезе изменчивости ниши, усиление фенотипической изменчивости (и ширины ниши) в пределах видовой популяции произойдет в том случае, если ниша данного вида обладает высокой межфенотипической компонентой.

3. Как правило, разделение ниш между парами видов увеличивается при возрастании видового разнообразия (гипотеза перекрывания ниш). Это сопровождается уменьшением размеров ниши и видовой популяции вплоть до некоторого предела, определяемого минимальными потребностями в ресурсах и (или) минимальной величиной популяции. Однако диффузная конкуренция и суммарное перекрывание между видами с увеличением видового разнообразия действительно возрастают. Увеличение разделения между парами видов с увеличением разнообразия, возможно, уравнивает общий уровень конкуренции, испытываемой любым видом, что снова подразумевает существование лимитирующего сходства между видами.

4. О насыщении сообщества свидетельствует также зависимость число видов — площадь, а постоянство параметра Z (наклон кривой, описывающей эту зависимость) в различных ситуациях можно считать еще одним правилом, которому подчиняется организация сообществ.

5. При рассмотрении числа видов в сообществе очень большое значение имеют число ниш, их ширина и перекрывание. Поэтому любые факторы, влияющие на эти параметры, следу

ет считать важными факторами организации сообщества (см. гл. 8). Неоднородность среды позволяет в значительной степени объяснить видовое богатство просто потому, что от нее зависит число потенциальных ниш, а также степень дробления их пространства. Для подвижных животных конкуренция представляет собой, вероятно, самый важный фактор. В регуляции видового богатства у сидячих животных и растений столь же важную роль могут играть и другие факторы, потому что этим организмам трудно достигнуть степени специализации, позволяющей избегать конкуренции. Случаи высокого разнообразия среди этих организмов, возможно, связаны с такими факторами, как изменчивость среды и компенсаторная смертность.

10.4. Проявления структуры сообществ

Сообщества обладают рядом признаков, которые дают некоторое представление о характере их структуры.

10.4.1. Длина пищевых цепей

Число трофических уровней в пищевых цепях обычно бывает равно трем или четырем, несмотря на то, что количество энергии, протекающей через разные экологические системы, сильно варьирует. В бесплодных полярных средах длина пищевых цепей не меньше, чем на высокопродуктивных коралловых рифах в тропиках. Для объяснения такого постоянства был выдвинут ряд гипотез, в том числе гипотезы, основанные на потоке энергии, избирательном фуражировании и динамике систем. Подробности можно найти в ряде обзоров [273—275]. Кроме того, в каждую пищевую цепь должен входить по крайней мере один продуцент из имеющихся в данной системе, а пищевые цепи, состоящие из трех видов, никогда не образуют петель [9].

10.4.2. Количественные отношения между жертвами и хищниками

На основании изучения 14 пищевых сетей в сообществах Коэн [276] обнаружил удивительное постоянство отношения числа «типов» жертвы к числу «типов» хищников, составлявшее примерно 3:4. Дальнейшие данные, подтверждающие это соотношение, приводят Брайанд и Коэн [324], исследовавшие 62 аналогичные сети. График такой пропорциональности имеет тангенс угла наклона менее 1 как во флуктуирующих, так и в постоянных средах. Использование «типов» организмов, а не подлинных видов обычно дает не вполне объективные результаты [274], однако, хотя полученное при этом отношение жертва/хищник, возможно, занижено, его постоянство примечательно.

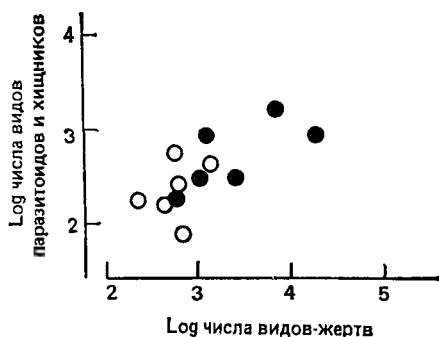


Рис. 10.5. Зависимость между логарифмом числа видов хищников и паразитоидов и логарифмом числа потенциальных видов-жертв на деревьях в Южной Африке (белые кружки) и в Великобритании (черные кружки) [250].

Ивэнс и Мердок [277] обнаружили на лугах довольно постоянное отношение 1,5—2,2 между числом видов личинок растительноядных насекомых и личинок насекомых-энтомофагов на протяжении вегетационного периода, несмотря на постоянное обновление видов. По их мнению, это соотношение отражает трофическую структуру сообщества. Коль [278] отверг такое заключение, считая, что постоянство приводимых соотношений жертва/хищник имеет чисто статистическую основу и обусловлено случайным характером выборки из общего видового фонда. Проведенный им анализ исходит из допущения, что все виды, перечисленные Ивэнсом и Мердоком, присутствуют в сообществе на всем протяжении вегетационного периода, что явно неверно, поскольку энтомофауна непрерывно обновляется. Соответствие ожидаемого и фактического числа растительноядных насекомых, обнаруженное Колем, могло бы возникнуть и при наличии у данной ассамблеи насекомых стабильной трофической структуры [279]. В одном недавнем исследовании также было установлено, что отношение видов-жертв и видов-хищников в ассамблеях древесных членистоногих больше 1. Статистически значимые корреляции существуют в этих ассамблеях, по видимому, также между логарифмом числа видов хищников, паразитоидов или хищников и паразитоидов вместе, с одной стороны, и логарифмом числа видов-жертв — с другой (во всех трех случаях) (рис. 10.5).

Другая интересная особенность, выявленная в некоторых из этих исследований, состоит в том, что перекрывание между видами хищников в использовании жертвы происходит почти всегда лишь по одному измерению [273, 274, 278]. Это показывает, что трофическая ниша хищника, возможно, одномерна.

10.4.3. Трофическая структура

Идея о стабильности всей сложной трофической структуры общества была впервые высказана Хитволом и Левинсом [280]. Они провели более тщательный анализ данных Симберлоффа и Уилсона [281] по реколонизации мангровых островов, распределив большую часть древесных членистоногих по основным трофическим категориям или гильдиям: растительноядные, сапрофиты, детритофаги, древоточцы, муравьи, хищники и паразиты. Затем для шести островов были составлены таблицы числа видов в каждой гильдии до уничтожения энтомофауны и после заселения их новыми видами. Из общего числа 231 вид на отдельных островах обитало от 20 до 30 видов, и на каждом острове быстро восстанавливалось прежнее соотношение представителей разных гильдий, хотя конкретные виды были другими. Как показывают эти результаты, сообщества обладают очень стабильной трофической структурой, определяемой взаимодействием между видами. Симберлофф [282] не обнаружил никаких различий между этими данными и соответствующей структурой, образованной на основе нулевой гипотезы из видов, совершенно случайно выбранных из общего фонда. Поэтому он сделал вывод, что наблюдаемые структуры — это просто случайные наборы видов. Однако, подобно описанному выше анализу, проведенному Колем, нулевая гипотеза ошибочна, поскольку в ней принято допущение, что все виды могут колонизировать остров одновременно. На самом деле это не так — оригинальные данные говорят о поэтапной реколонизации островов представителями разных трофических уровней: сначала появляются растительноядные, а затем плотоядные [283].

Некоторые недавние данные также свидетельствуют о существовании определенной трофической структуры. В ассамблеях древесных членистоногих можно выделить семь гильдий, а именно: растительноядные (сосущие сок и грызущие), фауна эпифитов, сапрофиты, хищники, паразитоиды, муравьи и туристы. Моран и Саутвуд [241], сравнивая фауну широколистных деревьев, общих для Великобритании и Южной Африки, обнаружили одинаковые соотношения видов в гильдиях, особенно тесно связанных с деревьями, а именно — между растительноядными, фауной эпифитов и хищными насекомыми (табл. 10.1). Ввиду того что общее число всех видов, обитающих на разных деревьях, очень велико, это единообразие соотношений впечатляет. Случайный подбор видов, конечно, возможен, однако приводимые данные указывают на существование организованных и регулируемых ассамблей взаимодействующих животных. Некоторые отрицательные взаимодействия между сосущими и грызущими насекомыми ведут к постоянству доли гильдии растительноядных видов в целом, и это дает некоторое представление

Таблица 10.1. Процент видов в трех гильдиях членистоногих на широколистных деревьях в Южной Африке (ЮА) и Великобритании (В) (по [241] с изменениями)

Гильдия	<i>Betula</i>		<i>Buddleia</i>		<i>Erythrina</i>	<i>Quercus</i>		<i>Robinia</i>		<i>Salix cinerea</i>
	ЮА	В	ЮА	В	ЮА	ЮА	В	ЮА	В	В
Растительноядные	21,2	26,4	20,5	26,4	18,7	24,8	22,6	24,8	23,9	26,7
Фауна эпифитов	6,1	3,9	3,6	3,4	2,3	6,7	3,2	6,7	5,5	2,5
Хищники	16,5	21,1	20,1	24,9	21,7	18,8	20,9	20,0	15,6	21,7
Общее число видов во всех гильдиях	212	337	249	178	300	149		105	180	322

о характере действующего в природе механизма [241]. Наконец, Брайанд и Коэн [324] подразделили виды или таксоны в изучавшихся ими 62 пищевых сетях на верховные виды (хищники, не служащие жертвой для других хищников), промежуточные виды (хищники и одновременно жертвы) и низовые виды (жертвы, не имеющие своих жертв). В среднем доля видов каждого типа была постоянной, независимо от общего числа видов, что служит еще одним доводом в пользу существования в пределах сообществ трофической структуры.

10.5. Зависимости стабильность/разнообразие

Согласно традиционным экологическим представлениям сложность (большее число видов и/или больше взаимодействий) подразумевает стабильность (более слабые колебания численности популяции, устойчивость или способность к восстановлению после пертурбаций). Однако эмпирические данные неоднозначны [6, 7, 105]. Если сложность действительно придает экосистеме стабильность, то следовало бы ожидать, что в тропиках популяции более устойчивы, чем в умеренных или полярных областях; однако между тропическими и умеренными областями нет четких различий в этом отношении. Изучение популяций насекомых показало, например, что в этих двух зонах их разнородная изменчивость в среднем одинакова [284]. Известны также примеры стабильности простых природных систем и нестабильности сложных. Проведенные недавно исследования нескольких пресноводных экосистем показали, что в стабильных и на первый взгляд более сложных средах они на самом деле менее устойчивы к нарушениям, чем в менее стабильных и более простых [285].

Математические модели экосистем также противоречат традиционным представлениям о зависимости между сложностью

и стабильностью (см., например, [286]). Случайно подобранные модельные пищевые сети описываются тремя параметрами, а именно: числом видов (S), средней связностью (C) сети (число пищевых связей как доля общего возможного их числа) и средней силой взаимодействия между связанными видами (i). Слишком высокие значения C или i ведут к неустойчивости этих модельных систем, и чем выше значения S , тем сильнее выражен этот эффект. Относительно стабильные среды с предсказуемыми изменениями могут допускать такую хрупкую сложность, тогда как в относительно нестабильных средах с непредсказуемыми изменениями сообщество должно быть динамически прочным и относительно простым [273]. Однако реально существующие сообщества складываются неслучайным образом. В процессе эволюции они должны достигнуть такого видового богатства и такой сложности, которые совместимы с выживанием большинства популяций и оптимальным использованием имеющихся ресурсов. Каковы же те особые черты реальных экосистем, которые могут помочь совместить наблюдаемое видовое богатство и очевидную сложность сообществ с динамической стабильностью, необходимой для их сохранения?

Математические модели позволили выявить один из возможных механизмов [286, 287]. В случайно подобранных пищевых сетях виды, взаимодействующие со многими другими (C велико), должны взаимодействовать с ними слабо (i мало). Это сходно с положениями гипотезы перекрывания ниш и позволяет считать, что по мере увеличения видового разнообразия значение диффузной конкуренции возрастает. Вдобавок сложная модельная экосистема сохраняет прочность при нарушениях любых типов, если (а) она представляет собой совокупность саморегулирующихся подсистем и (б) взаимодействия между подсистемами слабее взаимодействий в пределах этих подсистем. Иными словами, стабильность может возрасти с увеличением видового разнообразия, если одновременно уменьшаются i и (или) C . Соответствуют ли такие условия реальным экосистемам? Большинство растительноядных насекомых — монофаги или олигофаги [184], так что даже богатым видами ассамблеям растений, по-видимому, свойственны относительно простые пищевые цепи. Мак-Нафтон [288] обнаружил, что в 17 луговых травостоях при возрастании видового богатства (S) сосудистых растений как i , так и C уменьшаются (рис. 10.6). Значение SC оставалось довольно постоянным (4,7), несмотря на то, что S колебалось от 4 до 19. Изучение 31 пищевой сети лесного полога, в которые входят ассамблеи растений — гни — паразитоиды, также показало, что C снижается с возрастанием S . Значение SC оставалось вблизи 3 при изменении S от 3 до 60 [289]. Наконец, Йодзис [290] обнаружил постоянное значение $SC =$

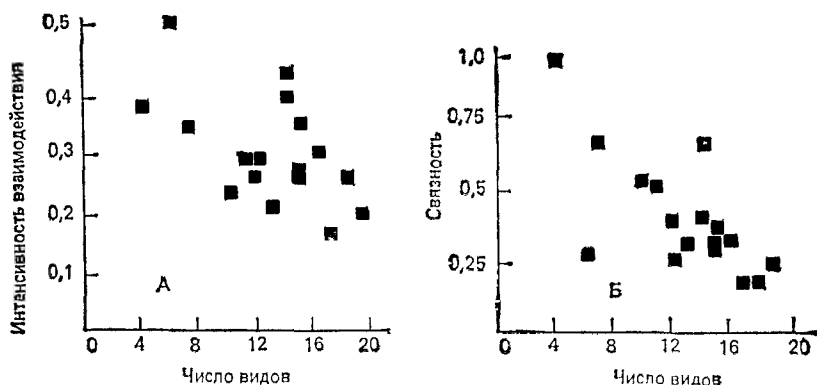


Рис 10.6 Зависимость между средней интенсивностью взаимодействия (А) и связностью (Б) и числом видов в выборках по африканским злаковникам [288].

$= 4$ в 24 различных пищевых сетях, где S изменялось от 8 до 64. В основе механизма, удерживающего SC примерно на одном уровне, лежит тенденция этих ассамблей к организации в относительно мелкие субъединицы или гильдии видов, причем большая часть взаимодействий происходит в пределах этих гильдий. Произведение SC позволяет дать некоторую оценку величины гильдий [288], причем с увеличением видового богатства число гильдий может также возрастать (см., например, [290]). Обсуждалась также модель сильно взаимодействующих субъединиц применительно к сообществам приливо-отливной зоны, в основе которых лежат сильные взаимодействия между трофическими уровнями [178]. Организация видов в гильдии, слабо взаимодействующие с другими гильдиями, представляет собой, возможно, важную особенность структуры экосистем, обеспечивающую их наблюдаемую стабильность при высоком разнообразии. Более полные обзоры зависимости между сложностью и стабильностью на уровне популяции и сообщества см. [325, 326].

Два других фактора могут изменить на противоположную общую математическую тенденцию к уменьшению стабильности при возрастании сложности. Всеядность ведет к понижению стабильности модельных экосистем. В природе кормовой спектр всеядных животных невелик, они используют в пищу только виды соседних трофических уровней [274]. Таким образом стабильность сообществ, по-видимому, ограничивает сложность пищевых сетей. Нероднородность среды приводит к неравномерному распределению популяций, что в свою очередь заметно влияет на стабильность популяционных моделей. Поэтому

неоднородность среды служит одним из возможных объяснений для многих случаев стабильности реальных популяций [238], будучи одновременно важным фактором, определяющим структуру сообщества.

10.6. Заключительные замечания

Итак, можем ли мы ответить на вопрос, поставленный в гл. 1: «Чем регулируется число видов, обитающих в той или иной области?» До известной степени — можем. Число видов в местообитании определяется как историческими, так и экологическими факторами. Число потенциальных ниш в местообитании определяет число видов, которые предположительно могут в нем сосуществовать. Исторические события, такие как видообразование и преодоление географических преград, определяют приток потенциальных колонистов. Экологические требования видов и взаимодействия между ними — главные факторы, от которых зависит, какие потенциальные колонисты действительно способны к сосуществованию. Важнейший тип взаимодействия — конкуренция за ограниченные ресурсы, которая в конечном счете определяет упаковку видов, а следовательно, видовое разнообразие. Межвидовая конкуренция способствует разделению ресурсов и специализации. Сосуществование возможно вплоть до некоторого предела, зависящего либо от числа имеющихся дискретных ресурсов, либо от максимально допустимого перекрытия ниш, либо от обоих этих факторов. Хищничество и нарушения среды лишь непосредственно регулируют видовое богатство в некоторых ситуациях. Для того чтобы дать полное объяснение видового разнообразия, необходимо установить связь между биотическими процессами и переменными параметрами среды, определив, как влияют на него закономерности иммиграции, видообразования, конкурентного исключения и вымирания. Совершенно ясно, что сделать это мы пока не можем.

Такие черты сообщества, как видовое богатство и относительное обилие видов, дают лишь поверхностное представление о структуре сообщества, отражая особенности местообитания и взаимодействия между населяющими его видами. В структуре сообщества проявляются адаптации каждого входящего в него вида, адаптации, возникающие отчасти в результате взаимодействия сосуществующих видов. Иными словами, сообщество — это нечто большее, чем просто совокупность составляющих его популяций.

Литература

1. Menge B. A., Sutherland J. P., Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity, *Am. Nat.*, **110**, 351—369 (1976).
Интересное и полезное сообщение.
2. Harper J. L., Plant demography and ecological theory, *Oikos*, **35**, 244—253 (1980).
3. Whittaker R. H., *Communities and Ecosystems*, 2nd edn., Macmillan, New York, 1975.
Полезная книга, особенно в том, что относится к сообществам.
4. Miles J. *Vegetation dynamics (Outline Studies in Ecology)*, Chapman and Hall, London, 1979.
Основательный труд с обширной библиографией.
5. Vandermeer J. H. Niche theory, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 107—132 (1972).
Книга заслуживает внимания, представляя теорию ниши в исторической перспективе с попыткой «стандартизировать» ее.
6. McNaughton S. J., Wolf L. L. *General Ecology*, Holt Reinhart and Winston, Inc., New York, 1973.
7. May R. M. In: *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (R. M. May, ed.), 2nd edn, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1981.
Книга знакомит читателя с большинством современных теоретических подходов к популяционной экологии и экологии сообществ.
8. Miller J. C. Niche relationships among parasitic insects occurring in a temporary habitat, *Ecology*, **61**, 270—275 (1980).
9. Pianka E. R. *Evolutionary Ecology*, 2nd edn., Harper and Row, New York, 1978.
Книга, заслуживающая самой высокой оценки. Имеется перевод: Пианка Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. — М.: Мир, 1981./
10. Ricklefs R. E. *Ecology*, 2nd edn., Nelson, Walton on Thames, 1980.
Лучший из имеющихся в настоящее время учебников общей экологии.
11. Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, **21**, 213—251 (1972).
Трудное, но необходимое чтение.
12. Peet R. K. The measurement of species diversity, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 285—307 (1974).
13. Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts, *Am. Nat.*, **100**, 33—34 (1966).
14. Schall J. J., Pianka E. R., Geographical trends in numbers of species, *Science*, **201**, 679—686 (1978).

15. *Fischer A. G.* Latitudinal variations in organic diversity, *Evolution*, **14**, 64—81 (1960).
Классическая работа с многочисленными примерами.
16. *Rabenold K. N.* A reversed latitudinal diversity gradient in avian communities of Eastern deciduous forests, *Am. Nat.*, **114**, 275—286 (1979).
17. *Parsons P. A., Rock I. R.* Latitudinal species diversities in Australian endemic *Drosophila*, *Am. Nat.*, **114**, 213—220 (1979).
18. *Richards P. W.* Speciation in Tropical Environments, Academic Press. New York, 1979.
19. *Patten B. C., Auble G. I.* System theory of the ecological niche, *Am. Nat.*, **117**, 893—922 (1981).
Чрезмерное увлечение применением математики в экологии.
20. *Hutchinson G. E.* A theme by Robert MacArthur. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M. L. Cody and J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 492—521 (1975).
Сборник докладов, представленных на симпозиуме памяти Роберта Мак-Артура Заслуживает большого внимания.
21. *Grinnell J.* Field tests of theories concerning distribution control, *Am. Nat.*, **51**, 115—128 (1917).
22. *Elton C.* Animal Ecology, Sidgwick and Jackson, London, 1927.
23. *Hardin G.* The competitive exclusion principle, *Science*, **131**, 1292—1297 (1960).
24. *Odum E. P.* Fundamentals of Ecology, 2nd edn., W. B. Saunders, Philadelphia, 1971. /Имеется перевод с 3-го англ. изд. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975./
25. *Hutchinson G. E.* Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 415—427 (1958).
26. *Roughgarden J.* Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* Lizard populations, *Am. Nat.*, **108**, 429—442 (1974).
27. *Pianka E. R.* Niche overlap and diffuse competition, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **71**, 2141—2145 (1974).
28. *MacArthur R. H.* Geographical Ecology, Patterns in the Distribution of Species, Harper and Row, New York, 1972
Один из краеугольных камней экологической литературы.
29. *Southwood T. R. E.* Ecological methods, 2nd edn., Chapman and Hall, London, 1978.
Выдающийся обзор методов, применяемых во всех разделах экологии животных.
30. *Van Valen L.* Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.*, **99**, 377—390 (1968).
31. *Levins R.* Evolution in Changing Environments, Princetown University Press, New Jersey, 1968.
32. *Hurlbert S. H.* The measurement of niche overlap and some relatives, *Ecology*, **59**, 67—77 (1978).
33. *Feinsigner P., Spears E. E., Poole R. W.*, A simple measure of niche breadth, *Ecology*, **62**, 27—32 (1981).
34. *Smith E. P., Zaret T. M.*, Bias in estimating niche overlap, *Ecology*, **63**, 1248—1253 (1982).
Полезный критический обзор количественных методов оценки перекрывания между нишами
35. *Slobodchikoff C. N., Schutz W. C.* Measures of niche overlap, *Ecology*, **61**, 1051—1055 (1980).
36. *Abrams P.* Some comments on measuring niche overlap, *Ecology*, **61**, 44—49 (1980)
Критический анализ зависимости между перекрыванием ниш и конкуренцией.

37. Davies R. W., Wrona F. J., Linton L. A seriological study of prey selection by *Helobdella stagnalis* (Hirudinoidea), J. Anim. Ecol., 48, 181—194 (1979).
38. Rusterholz K. A. Competition and the Structure of an avian foraging guild, Am. Nat., 118, 173—190 (1981).
39. Clapham W. B. Natural Ecosystems, MacMillan, New York, 1973.
40. Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. Optimal Foraging: a selective review of theory and tests, Quart. Rev. Biol., 52, 138—155 (1977).
Полный обзор теории оптимального фуражирования.
41. Pianka E. R. Niche relations of desert lizards. In: Ecology and Evolution of Communities (M. L. Cody, and J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 292—314, 1975.
42. Cody M. L. Towards a theory of continental species diversities. In: Ecology and Evolution of Communities (M. L. Cody, and J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 214—257, 1975.
43. Karr J. R., James F. C. Ecomorphological configurations and convergent evolution. In: Ecology and Evolution of Communities (M. L. Cody and J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 258—291, 1975.
44. Abramsky Z., Sellah C. Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: A removal experiment, Ecology, 63, 1242—1247 (1982).
45. Diamond J. M. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition, Am. Scientist, 66, 322—331 (1978).
46. O'Connor R. J., Boaden P. J. S., Seed R. Niche breadth in Bryozoa and a test of competition theory, Nature, 256, 307—309 (1975).
Пример воздействия внутри- и межвидовой конкуренции на ширину ниши в природных условиях.
47. Charnov E. L. Optimal foraging, the Marginal Value theorem, Theor. Popul. Biol., 9, 129—136 (1976).
48. Pimm S., Pimm J. W. Resource use, competition, and resource availability in Hawaiian honeycreepers, Ecology, 63, 1468—1480 (1982).
49. Giller P. S. The control of handling time and its effect on the foraging strategy of a heteropteran predator, *Notonecta*, J. Anim. Ecol., 49, 699—712 (1980).
50. Nilsson N. Food segregation between salmonid species in North Sweden, Rep. inst. Freshw. Res. Drottningholm, 46, 58—78 (1965).
51. Pontin A. J. Competition and Coexistence of Species, Pitman, London, 1982.
Интересная и хорошо написанная книга, в которой, однако, не отражены многие из недавних результатов.
52. Hassell M. P. The Dynamics of Competition and Predation, Edward Arnold, Studies in Biology, No. 72 (1976).
53. Lock M. A., Reynoldson T. B. The role of interspecific competition in the distribution of two stream dwelling triclads, *Crenobia alpina* (Dana) and *Polycelis felina* (Dalyell) in North Wales, J. Anim. Ecol., 45, 581—592 (1976).
54. Philips D. L., MacMahon J. A. Competition and spacing patterns in desert shrubs, J. Ecol., 69, 97—117 (1981).
55. Black R. Competition between intertidal limpets: an intrusive niche on a steep resource gradient, J. Anim. Ecol., 48, 401—411 (1979).
56. Selander R. K. Sexual dimorphism and differential niche utilisation in birds, The Condor, 68, 113—151 (1966).
57. Diamond J. M. Distributional ecology of New Guinea birds, Science, 179, 759—769 (1973).

Важное сообщение.

58. Brown J. H. Geographical ecology of desert rodents. In: Ecology and Evolution of Communities (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 315—341 (1975).
59. Glass G. E., Stadel N. A. The effect of *Sigmodon hispidus* on spatial and temporal activity of *Microtus ochrogaster*: evidence for competition, Ecology, 61, 358—370 (1980).
60. Grant J. Dynamics of competition among estuarine sand-burrowing amphipods, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 49, 255—267 (1981).
61. Gorman M. Island Ecology, Chapman and Hall (Outline Studies in Ecology), London, 1979.
62. Nilsson S. G. Density compensation among birds breeding on small islands in a south Swedish lake, Oikos, 28, 170—176 (1977).
63. Feinsinger P., Swann L. Ecological release, seasonal variation in food supply and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago, Ecology, 63, 1574—1587 (1982).
64. Davidson D. W., Brown J. H., Inouye R. S. Competition and the structure of granivore communities, Bioscience, 30, 233—238 (1980).
Интересный пример распределения ресурсов и конкуренции между представителями разных таксономических групп.
65. Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grassland, III. Mixtures of component species, J. Ecol., 70, 77—92 (1982).
Хороший пример экспериментальных методов, разработанных для исследования возможных конкурентных взаимодействий.
66. Findley J. S. The structure of bat communities, Am. Nat., 110, 129—139 (1976).
67. Steiner W. W. M. On niche width and genetic variation, parametrical problems, and gene pool differentiation in *Drosophila*, Am. Nat., 115, 596—599 (1980).
68. Rusterholz K. A. Niche overlap among foliage-gleaning birds: support for Pianka's Niche Overlap hypothesis, Am. Nat., 117, 395—399 (1981).
69. Shugart H. H., Blaylock B. G. The Niche Variation hypothesis: an experimental study with *Drosophila* populations, Am. Nat., 107, 575—579 (1973).
70. Soule M., Stewart B. R. The Niche Variation hypothesis: a test and alternatives, A. Nat., 104, 85—97 (1970).
71. Van Valen L., Grant P. R. Variation and niche width re-examined, Am. Nat., 104, 589—590 (1970).
72. Jackson J. B. C. Overgrowth competition between encrusting cheilostome ectoparasites in a Jamaican cryptic reef environment, J. Anim. Ecol., 48, 805—824 (1979).
Пример изучения конкуренции в полевых условиях.
73. Burroughs R. J., Bregazzi P. R., Kennedy C. R. Interspecific dominance amongst three species of coarse fish in Slapton Ley, Devon, J. Fish Biol., 15, 535—544 (1979).
74. Miracle M. R. Niche structure in freshwater zooplankton: A principal components approach, Ecology, 55, 1306—1316 (1974).
75. Harper J. L., Population Biology of Plants, McGraw-Hill, London, 1977.
Солидный учебник, содержащий разделы, посвященные структуре и видовому разнообразию сообществ, конкуренции и влиянию растительных животных на растительность.
76. Fonteyn P. J., Mahall B. E. An experimental analysis of structure in a desert plant community, J. Ecol., 69, 883—896 (1981).
77. Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grassland, II. The effects of the experimental removal of species, J. Ecol., 69, 843—854 (1981).
78. Putwain P. D., Harper J. L. Studies in the dynamics of plant populations III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *R. acetosella* L. in grassland, J. Ecol., 58, 251—264 (1970).

79. *Cideciyan M. A., Malloch A. J. C.* Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*, *J. Ecol.*, **70**, 227—232 (1982).
80. *Grant P. R.* Interspecific competition among rodents, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 79—106 (1972).
Описание многочисленных экспериментальных исследований конкурентных взаимодействий в двухвидовой системе.
81. *Hairston N. G.* An experimental test of a guild: Salamander competition, *Ecology*, **62**, 65—72 (1981).
82. *Shorten M.* Squirells. Collins New Naturalist series, London, 1954.
83. *Connell J. H.* Some mechanisms producing structure in natural communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L. and Diamond J. M. eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 460—491 (1975).
84. *Joseph Wright S.* Extinction-mediated competition: The *Anolis* lizards and insectivorous birds of the West Indies, *Am. Nat.*, **117**, 181—192 (1981).
85. *Diamond J. M.* Community structure: is it random, or is it shaped by species differences and competition? In: *Population Dynamics* (Anderson R. M., Turner B. O., Taylor L. R., eds.), pp. 165—182, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1979.
Обсуждение на примерах островных систем природы организации сообществ. Сборник в целом включает ряд содержательных статей, посвященных популяционной экологии и экологии сообществ и описанных некоторыми из наиболее выдающихся полевых исследователей.
86. *Porter J. H., Dueser R. D.* Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna: a test of the niche overlap hypothesis, *Oikos*, **39**, 228—236 (1982).
87. *Morse D. H.* Resource partitioning in Bumblebees: the role of behavioural factors, *Science*, **197**, 678—680 (1977).
88. *Hairston N.* Interspecies competition and its probable influence upon vertical distribution of Appalachian Salamanders of the genus *Plethodon*, *Ecology*, **32**, 266—274 (1951).
89. *Krysiak A. J.* Resource allocation, coexistence, and the niche structure of a streambank salamander community, *Ecol. Monogr.*, **49**, 173—194 (1979).
90. *Schoener T. W.* Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species, *Ecol. Monogr.*, **45**, 232—258 (1975).
91. *Carpenter F. L.* Competition between hummingbirds and insects for nectar, *Amer. Zool.*, **19**, 1105—1114 (1979).
92. *Grant P. R.* Convergent and divergent character displacement, *Biol. J. Linn. Soc.*, **4**, 39—68 (1972).
Критический обзор данных по смещению морфологических признаков, но уже устаревший.
93. *Huey R. B., Pianka E. R.* Ecological character displacement in a lizard, *Am. Zool.*, **14**, 1127—1136 (1974).
94. *Fenchel T.* Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae), *Oecologia*, **20**, 19—32 (1975).
95. *Levinton J. S.* The body size—prey size hypothesis: the adequacy of body size as a vehicle for character displacement, *Ecology*, **63**, 869—872 (1982).
96. *Van Zant T., Poulson T. L., Kane T. C.* Body size differences in Carabid cave beetles, *Am. Nat.*, **112**, 229—234 (1978).
97. *Barr T. C., Crowley P. H.* Do cave carabid beetles really show character displacement in body size? *Am. Nat.*, **117**, 363—371 (1981).
98. *Wilson D.* The adequacy of body size as a niche difference, *Am. Nat.*, **109**, 769—784 (1975).
99. *Slatkin M.* Ecological character displacement, *Ecology*, **61**, 163—177 (1980).

100. *Smith J. M. M., Grant P. R., Grant B. R., Abbott I. J., Abbott L. K.* Seasonal variation in feeding habitats of Darwin's ground finches, *Ecology*, **59**, 1137—1150 (1978).
Анализируется влияние изменений в обилии корма на его распределение. Превосходное исследование в лучших традициях полевой экологии.
101. *Zaret T. M., Rand A. S.* Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle, *Ecology*, **52**, 336—342 (1971).
Одна из лучших имеющихся в настоящее время работ.
102. *Brown J. H., Lieberman G. A.* Resource utilisation and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats, *Ecology*, **54**, 788—797 (1973).
103. *Cody M. L.* Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities, *Ecology*, **54**, 31—43 (1973).
Классический пример разделения ресурсов.
104. *Emmons L. H.* Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels, *Ecol. Monogr.*, **50**, 31—54 (1980).
105. *Davies R. W., Wrona F. J., Linton L., Wilkialis J.* Inter- and intra-specific analysis of the food niche of two sympatric species of Erpobdellidae (Hirudinoidea in Alberta, Canada, *Oikos*, **17**, 105—111 (1981).
106. *Fox B. J.* Niche parameters and species richness, *Ecology*, **62**, 1415—1425 (1981).
107. *Ricklefs R. E., Cochran O., Pianka E. R.* A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats, *Ecology*, **62**, 1474—1483 (1981).
108. *M'Closkey R. T.* Niche separation and assembly in four species of Sonoran desert rodents, *Am. Nat.*, **112**, 683—694 (1978).
109. *Bernstein R. A., Gobbel M.* Partitioning of space in communities of ants, *J. Anim. Ecol.*, **48**, 931—942 (1979).
110. *Abrams P. A.* Density independent mortality and interspecific competition: A test of Pianka's niche overlap hypothesis, *Am. Nat.*, **111**, 539—552 (1977).
111. *MacArthur R. H.* Patterns of species diversity, *Biol. Rev.*, **40**, 510—533 (1965).
112. *Abrams P.* Limiting similarity and the form of the competition coefficient, *Theor. Pop. Biol.*, **8**, 356—375 (1975).
113. *Roughgarden J.* Resource partitioning among competing species: a co-evolutionary approach, *Theor. Pop. Biol.*, **9**, 388—424 (1976).
114. *MacArthur R. H., Levins R.* The Limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species, *Am. Nat.*, **101**, 377—385 (1967).
115. *Pianka E. R.* Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia, *Ecology*, **50**, 1012—1030 (1969).
116. *Schoener T. W.* The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna, *Ecology*, **49**, 704—726 (1968).
117. *Hespenheide H. A.* Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae, *Ibis*, **113**, 59—72 (1971).
118. *McNab B. K.* The structure of tropical bat faunas, *Ecology*, **52**, 352—356 (1971).
119. *Pearson D. L., Mury E. J.* Character divergence, and convergence among tiger beetles (Coleoptera; Cicindelidae), *Ecology*, **60**, 557—566 (1979).
120. *Uetz G. W.* Coexistence in a guild of wandering spiders, *J. Anim. Ecol.*, **46**, 531—542 (1977).
121. *Hutchinson G. E.* Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, **93**, 145—159 (1959).
122. *Horn H. S., May R. M.* Limits to similarity among coexisting competitors, *Nature*, **270**, 660—661 (1977).

123. Schoener T. W. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds, *Evolution*, **19**, 189—213 (1965).
124. Lawton J. H., Strong D. R. Community patterns and competition in folivorous insects, *Am. Nat.*, **118**, 317—338 (1981).
Убедительные доводы, противоречащие представлению о том, что общий характер структуры сообщества в ассамблеях листовых насекомых обусловлен межвидовой конкуренцией.
125. Maiorana V. S. An explanation of ecological and developmental constants, *Nature*, **273**, 375—377 (1978).
126. Roth V. L. Constancy in the size ratios of sympatric species, *Am. Nat.*, **118**, 394—404 (1981).
127. Turner M., Polis G. Patterns of co-existence in a guild of raptorial spiders, *J. Anim. Ecol.*, **48**, 509—520 (1979).
128. Davies N. B. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): A field study on optimal foraging, *Anim. Behav.*, **25**, 1016—1033 (1977).
129. Hespenheide H. Ecological inferences from morphological data, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 213—229 (1973).
130. Enders F. Vertical stratification in orb-web spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence, *Ecology*, **55**, 317—328 (1974).
131. Edington J. M., Edington M. A. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood, *J. Anim. Ecol.*, **41**, 331—357 (1972).
Превосходное полевое исследование механизмов, делающих возможным сосуществование видов.
132. Giller P. S., McNeill S. Predation strategies, resource partitioning and habitat selection in *Notonecta* (Hemiptera/Heteroptera), *J. Anim. Ecol.*, **50**, 789—808 (1981).
133. Alatalo R. V., Alatalo R. H. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland, *Oikos*, **33**, 46—54 (1979).
134. Anderson G. R. V., Ehrlich A. H., Ehrlich P. R., Roughgarden J. D., Russell B. C., Talbot F. H. The community structure of coral fishes, *Am. Nat.*, **117**, 476—495 (1981).
135. Cody M. L. On the methods of resource division in grassland bird communities, *Am. Nat.*, **102**, 107—147 (1968).
136. Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities, *Science*, **185**, 27—39 (1974).
Классическая работа, которую необходимо прочитать.
137. Connell J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, **199**, 1302—1310 (1978).
Критика в течение долгого времени сохранявшегося представления о том, что экологическое разнообразие тропиков — результат стабильных условий среды.
138. Harper J. L. The role of predation in vegetational diversity, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 48—62 (1969).
139. Carter R., Prince S. Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits, *Nature*, **293**, 644—645 (1981).
140. Whittaker R. Dominance and diversity in land plant communities, *Science*, **147**, 250—260 (1965).
Полезный обзор распределения видового обилия в ассамблеях растений.
141. Grime J. P. Competition and the struggle for existence, in *Population Dynamics* (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 123—140 (1979).
142. McCown R. L., Williams W. A. Competition for nutrients and light between the annual grassland species, *Bromus mollis* and *Erodium botrys*, *Ecology*, **49**, 981—990 (1968).

143. Harper J. L., Bell A. D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction, in Population Dynamics (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 29—52 (1979).
 144. Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory, *Am. Nat.*, **111**, 1169—1194 (1977).
 145. Hespenheide H. A. Prey characteristics and predator niche width, In: Ecology and Evolution of Communities (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 158—180 (1975).
 146. Williamson P. Feeding ecology of the red-eyed vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage gleaning birds, *Ecol. Monogr.*, **41**, 129—152 (1971).
 147. Morse D. H. A quantitative study of foraging of male and female spruce-woods warblers, *Ecology*, **49**, 779—784 (1968).
 148. Christian D. P. Vegetative cover, water resources and microdistributional patterns in a desert rodent community, *J. Anim. Ecol.*, **49**, 807—816 (1980).
 149. Onyekwelu S. S., Harper J. L. Sex ratio and niche differentiation in spinach (*Spinacia oleracea* L.), *Nature*, **282**, 609—611 (1979).
 150. Cox P. A. Niche partitioning between sexes of dioecious plants, *Am. Nat.*, **117**, 295—307 (1981).
 151. Smigel B. W., Rosenzweig M. L. Seed selection in *Dipodomys merriami* and *Perognathus penicillatus*, *Ecology*, **55**, 329—339 (1974).
 152. McClure M. S., Ponce P. W. Ecotype characteristics of coexisting *Erythroneura* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) on American Sycamore, *Ecology*, **57**, 929—940 (1976).
 153. Pianka E. R. The structure of lizard communities, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 53—74 (1973).
 154. Usher M. B., Davis P. R., Harris J. R. W., Longstaff B. C. A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of the microarthropods in decomposer communities. In: Population Dynamics (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 359—384 (1979).
 155. White J. Resource partitioning by ovipositing cicadas, *Am. Nat.*, **115**, 1—28 (1980).
 156. Gillis J. E., Possai K. W. Thermal niche partitioning in the grasshoppers *Arphia conspersa* and *Trimerotropis suffusa* from a montane habitat in central Colorado, *Ecol. Ent.*, **8**, 155—161 (1983).
 157. Stiling P. Competition and coexistence among *Eupteryx* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) occurring on stinging nettles (*Urtica dioica*), *J. Anim. Ecol.*, **49**, 793—805 (1980).
 158. Wolda H., Fisk F. Seasonality of tropical insects, II. *Blattaria* in Panama, *J. Anim. Ecol.*, **50**, 827—838 (1981).
 159. Plowman K. P. Resource partitioning by two New Guinea rainforest ants, *J. Anim. Ecol.*, **50**, 903—917 (1981).
 160. Hildrew A., Edington J. Factors facilitating coexistence of hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system, *J. Anim. Ecol.*, **48**, 557—576 (1979).
 161. Giller P. S. Locomotory efficiency in the predation strategies of the British *Notonecta* (Hemiptera, Heteroptera), *Oecologia*, **52**, 273—277 (1982).
 162. Sandercock G. A. A study of selected mechanisms for the coexistence of *Diaptomus* spp. in Clarke Lake, Ontario, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 97—112 (1967).
 163. Smith C. C., Balda R. P. Competition among insects, birds, and mammals for conifer seeds, *Amer. Zool.*, **19**, 1065—1083 (1979).
- Рассматривается сосуществование многих таксономически далеких видов, использующих легко определяемый ресурс.

164. Townsend C. R., Hildrew A. G. Resource partitioning by two freshwater invertebrate predators with contrasting foraging strategies, *J. Anim. Ecol.*, 48, 909—920 (1979).
165. Roughgarden J., Feldman M. Species packing and predation pressure, *Ecology*, 56, 489—492 (1975).
166. Hassell M. P. The dynamics of predator—prey interactions: polyphagous predators, competing predators and hyperparasitoids, in *Population Dynamics* (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 282—306 (1979).
167. Glasser J. W. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities, *Am. Nat.*, 113, 631—641 (1979).
Предлагается новое, но недостаточно убедительное объяснение зависимости между хищничеством и разнообразием видов-жертв.
168. Ayala F., Cambell C. Frequency-dependent selection, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 115—138 (1974).
169. Lee T. D., Bazzaz F. A. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant, *Abutilon theophrasti*, *J. Ecol.*, 68, 813—822 (1980).
170. Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B. Community structure, population control and competition, *Am. Nat.*, 94, 421—425 (1960).
171. Hodkinson I. D., Hughes M. K. *Insect Herbivory*, Chapman and Hall (Outline Studies in Ecology), London, 1982.
172. Whittaker J. B. Invertebrate grazing, competition and plant dynamics, In: *Population Dynamics* (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 207—222 (1979).
Полезный обзор данных о воздействии растительноядных беспозвоночных на конкуренцию между их кормовыми растениями.
173. Bentley S., Whittaker J. R., Malloch A. J. C. Field experiments on the effects of grazing by a Chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) on seed production and quality in *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*, *J. Ecol.*, 68, 671—674 (1980).
174. Boorman L. A., Fuller R. M. Effects of added nutrients on dune swards grazed by rabbits, *J. Ecol.*, 76, 345—355 (1982).
175. Inouye R. S., Byers G. S., Brown J. H. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals, *Ecology*, 61, 1344—1351 (1980).
176. Hay M. E. Herbivory, algal distribution and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef, *Am. Nat.*, 118, 520—540 (1981).
Хороший пример экспериментов по удалению и введению видов в сообщество.
177. Robles C. D., Cubit J. Influence of biotic factors in an upper intertidal community: Dipteran larvae grazing on algae, *Ecology*, 62, 1536—1547 (1981).
178. Paine R. T. The third Tansley Lecture, Food webs, interaction strength and community infrastructure, *J. Anim. Ecol.*, 49, 667—686 (1980).
179. Estes J. A., Palmisano J. F. Sea otters: their role in structuring near shore communities, *Science*, 185, 1058—1060 (1974).
180. Janzen D. H. Seed predation by animals, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 465—491 (1971).
181. Watt A. S. Further observations on the effects of excluding rabbits from grassland A in East Anglian breckland: The pattern of change and factors affecting it (1936—1973), *J. Ecol.*, 69, 509—536 (1981).
182. Moss R., Watson A., Ollason J. *Animal Population Dynamics*, Chapman and Hall (Outline Studies in Ecology), London, 1982.
183. Anderson R. M. The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth. In: *Population Dynamics* (Anderson R. M., Tur-

- ner B. D., Taylor L. R. eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 245—282, 1979.
184. Lawton J. H., McNeill S. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore, In: Population Dynamics (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 223—244, 1979.
Интересный обзор некоторых механизмов, определяющих характерные уровни обилия растительноядных насекомых.
 185. Caughley G., Lawton J. H. Plant-herbivore systems. In: Theoretical Ecology Principles and Applications (May R. M., ed.), 2nd ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 132—166, 1981.
 186. Faeth S. H., Mopper S., Simberloff D. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves, *Oikos*, 37, 238—251 (1981).
 187. Neill W. E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization, *Ecology*, 56, 809—826 (1975).
Превосходный пример лабораторных экспериментов, поставленных для изучения воздействия конкуренции и хищничества на сосуществование видов.
 188. Moss B. Ecology of Freshwaters, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1980.
 189. Fulton R. S. Preliminary results of an experimental study of the effects of mysid predation on estuarine zooplankton community structure, *Hydrobiologia* 93, 79—84 (1982).
 190. Paine R. T. Food web complexity and species diversity, *Am. Nat.*, 100, 65—74 (1966).
 191. Porter J. W. Predation by *Acanthaster* and its effects on coral species diversity, *Am. Nat.*, 106, 487—492 (1972).
 192. Russ G. R. Effects of predation by fishes, competition and structural complexity of the substratum on the establishment of a marine epifaunal community, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 42, 55—61 (1980).
 193. Andicott J. F. Predation and prey community structure: an experimental study of the effects of mosquito larvae on protozoan communities in pitcher plants, *Ecology*, 55, 476—492 (1974).
 194. Allan J. D. The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream, *Ecology*, 63, 1444—1455 (1982).
 195. Connell J. H. Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past, *Oikos*, 35, 131—138 (1980).
 196. Grime J. P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation, *Nature*, 242, 344—347 (1973).
 197. Hassell M. P., Lawton J. H., Beddington J. R. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids, *J. Anim. Ecol.*, 46, 249—262 (1977).
 198. Thompson S. D. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation, *Ecology*, 63, 1313—1321 (1982).
 199. Hildrew A. C., Townsend C. R. The influence of substrate on the functional response of *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) larvae (Trichoptera, Polycentropodidae), *Oecologia*, 31, 21—26 (1977).
 200. Rosenzweig M. L. On continental steady states of species diversity. In: Ecology and Evolution of Communities (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 121—141, 1975.
 201. Simberloff D. S. Equilibrium theory of island biogeography and ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 161—182 (1974).

Полезный обзор теории равновесия Мак-Артура и Уилсона,

202. *Diamond J. M.* Colonisation of exploded volcanic islands by birds: the supertramp strategy, *Science*, **184**, 803—806 (1974).
203. *Diamond J. M., May R. M.* Island biogeography and the design of nature reserves. In: *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (May R. M., ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 228—252 (1981).
Полезный список значений Z (показатель степени в уравнении зависимости число видов — площадь) для групп растений и животных в различных частях земного шара.
204. *Schoener T. W., Schoener A.* Distribution of vertebrates on some very small islands II. Patterns in species number, *J. Anim. Ecol.*, **52**, 237—262 (1983).
205. *Krebs C. J.* *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (2nd edn.), Harper and Row, New York, 1978
Превосходный учебник по экологии популяций и сообществ. Содержит описание некоторых полезных работ по изучению видового разнообразия.
206. *Patrick R.* The effect of invasion rate, species pool and size of area on the structure of the diatom community, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **58**, 1335—1342 (1967).
207. *Schoener A., Schoener T. W.* The dynamics of the species — area relation in marine fouling systems: 1. Biological correlates of changes in the species area slope, *Am. Nat.*, **118**, 339—360 (1981).
208. *Connor E. F., McCoy E. D.* The statistics and biology of the species — area relationship, *Am. Nat.*, **113**, 791—833 (1979).
Обширный обзор работ по изучению зависимости число видов — площадь.
209. *May R. M.* Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 81—120 (1975).
210. *Sugihara G.* Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns, *Am. Nat.*, **166**, 770—787 (1980).
211. *Armesto J. J., Contreras L. C.* Saxicolous lichen communities: nonequilibrium systems? *Am. Nat.*, **118**, 597—604 (1981).
212. *Terborgh J.* On the notion of favourableness in plant ecology, *Am. Nat.*, **107**, 481—501 (1973).
213. *Diamond J. M.* Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge pp. 342—344 (1975).
Исследованы различия в структуре сообществ, основанные на гипотезе о том, что диффузная конкуренция между видами островного сообщества приводит к отбору и коадаптации по их нишам и обилию, в результате чего они приспосабливаются друг к другу и могут противостоять вытеснению новых видов.
214. *Schoener T. W., Schoener A.* Distribution of vertebrates on some very small islands. I. Occurrence sequences of individual species, *J. Anim. Ecol.*, **52**, 209—236 (1983).
215. *Terborgh J. W., Faaborg J.* Saturation of bird communities in the West Indies, *Am. Nat.*, **116**, 178—195 (1980).
216. *Connor E. F., Faeth S. H., Simberloff D., Opler P. A.* Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees, *Ecol. Ent.*, **5**, 205—211 (1980).
217. *Strong D. R., Levin D. A.* Species richness of plant parasites and growth form of their hosts, *Am. Nat.*, **114**, 1—22 (1979).
218. *Claridge M. F., Wilson M. R.* Insect herbivore guilds and species — area relationships: leafminers on British trees, *Ecol. Ent.*, **7**, 19—30 (1982).
219. *Kuris A. M., Blaustein A. R., Alio J. J.* Hosts as islands, *Am. Nat.*, **116**, 570—586 (1980).
220. *Rey J. R., McCoy E. D., Strong D. R.* Herbivore pests, habitat islands and the species — area relation, *Am. Nat.*, **117**, 611—622 (1981).

221. Lawton J. H., Cornell H., Dritschilo W., Hendrix S. D. Species as islands: comments on a paper by Kuris et al., *Am. Nat.*, **117**, 623—627 (1981).
222. Tuomi J., Niemela P., Mannila R. Leaves as islands: interactions of *Scotioneura betuleti* (Hymenoptera) miners in birch leaves, *Oikos*, **37**, 146—152 (1981).
223. Horn H. Markovian processes in forest succession. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 196—213 (1975).
224. MacArthur R. H. Patterns of Communities in the tropics *Biol. J. Linn. Soc.*, **1**, 19—30 (1969).
225. Mayr E. *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge, 1963.
226. Rosenzweig M. L., Taylor J. A. Speciation and diversity in Ordovician invertebrates: filling niches quickly and carefully, *Oikos*, **35**, 236—243 (1980).
227. Patrick R. Structure of stream communities In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 445—459 (1975).
228. Richerson P. J., Lum K. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography, *Am. Nat.*, **116**, 504—536 (1980).
Обширный обзор литературы, в котором рассматриваются факторы, воздействующие на разнообразие растений, и полученные результаты соотносятся с несколькими гипотезами о регуляции видового разнообразия.
229. MacArthur J. W. Environmental fluctuations and species diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody M. L., Diamond J. M., eds.), Harvard University Press, Cambridge, pp. 74—80, 1975.
230. Sanders H. L. Marine benthic diversity: a comparative study, *Am. Nat.*, **102**, 243—282 (1968).
231. Slobodkin L. B., Sanders H. L. On the contribution of environmental predictability to species diversity, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 82—95 (1969).
232. Abele L., Walters K. The Stability—Time hypothesis: reevaluation of the data, *Am. Nat.*, **114**, 559—568 (1979).
233. Fox J. F. Intermediate levels of soil disturbance maximise alpine plant diversity, *Nature*, **293**, 564—565 (1981).
234. Kummerer R. W., Allen T. F. H. The role of disturbance in the pattern of a riparian bryophyte community, *Am. Midl. Nat.*, **107**, 370—383 (1982).
235. Hutchinson G. E. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, **95**, 137—145 (1961).
236. Herbert P. D. N. Niche overlap among species in the *Daphnia carinata* complex, *J. Anim. Ecol.*, **46**, 399—410 (1977).
237. Ranta E., Vespäläinen K. Why are there so many species? Spatio—temporal heterogeneity and northern bumblebee communities, *Oikos*, **36**, 28—34 (1981).
238. Hassell M. P. Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics, *Oikos*, **35**, 150—160 (1980).
239. Fitter A. H. Influence of soil heterogeneity on the coexistence of grassland species, *J. Ecol.*, **76**, 139—148 (1982).
240. Hendrix S. D. An evolutionary and ecological perspective of the insect fauna of ferns, *Am. Nat.*, **115**, 171—196 (1980).
241. Moran V. C., Southwood T. R. E. The guild composition of arthropod communities in trees, *J. Anim. Ecol.*, **51**, 289—306 (1982).
Чрезвычайно подробный анализ одной сложной ассамблеи насекомых.
242. Boomsma I., Van Loon A. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys, *J. Anim. Ecol.*, **51**, 957—974 (1982).
243. Woodin S. A. Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. *Ecology*, **62**, 1052—1066 (1981).
244. Schlosser I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream, *Ecol. Monogr.*, **52**, 395—414 (1982).

245. *Augsburger C.* Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos*, **40**, 189—196 (1983).
246. *May R. M.* On the theory of niche overlap, *Theor. Pop. Biol.*, **5**, 297—332 (1974).
Очень сложный теоретический анализ перекрывания ниш.
247. *Davidson D. W.* Some consequences of diffuse competition in a desert ant community, *Am. Nat.*, **116**, 92—105 (1980).
248. *Southwood T. R. E.* The number of species of insect associated with various trees, *J. Anim. Ecol.*, **30**, 1—8 (1961).
249. *Strong D. R.* The insects of British trees; community equilibration in ecological time, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **61**, 692—701 (1974).
250. *Southwood T. R. E., Moran V. C., Kennedy L. E. J.* The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees, *J. Anim. Ecol.*, **51**, 635—650 (1982).
251. *Birks H. J. B.* British trees and insects: a test of the time hypothesis over the last 13,000 years, *Am. Nat.*, **115**, 600—605 (1980).
252. *Pielou E.* *Ecological Diversity*, Wiley, New York, 1975.
253. *Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B.* The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**, 42—58 (1943).
254. *Preston F.* The commonness and rarity of species, *Ecology*, **29**, 254—283 (1948).
255. *Preston F.* The canonical distribution of commonness and rarity, *Ecology*, **43**, 410—432 (1962).
256. *Tepedino V. J., Stanton N. L.* Diversity and competition in bee—plant communities on short-grass prairie, *Oikos*, **36**, 35—44 (1981).
257. *Ugland K. I., Gray J. S.* Lognormal distributions and the concept of community equilibrium, *Oikos*, **39**, 171—178 (1982).
258. *MacArthur R. M.* On the relative abundance of bird species, *Proc. Nat. Acad., Sci.*, **43**, 293—295 (1957).
259. *King C. E.* Relative abundance of species and MacArthur's model, *Ecology*, **45**, 716—727 (1964).
Полезный обзор данных о применимости модели «разломанной палки» для описания относительного обилия различных типов организмов.
260. *DeVita J.* Niche separation and the Broken Stick model, *Am. Nat.*, **114**, 171—178 (1979).
261. *Pielou E., Arnasson A.* Correction to one MacArthur's species abundance functions, *Science*, **151**, 592 (1966).
262. *MacArthur R. H.* Note on Mrs. Pielou's comments, *Ecology*, **47**, 1074 (1966).
263. *Cohen J. E.* Alternative derivations of a species—abundance relation, *Am. Nat.*, **102**, 165—172 (1968).
264. *Southwood T. R. E., Brown V., Reader P.* The relationship of plant and insect diversities in succession, *Biol. J. Linn. Soc.*, **12**, 327—348 (1979).
265. *Lawton J. H.* Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, **51**, 573—595 (1982).
Содержит много данных, позволяющих считать, что структура ассамблей растительоядных насекомых мало зависит от межвидовой конкуренции, а также полезную сводку о зависимости число видов — площадь для насекомых и растений-хозяев.
266. *Joseph Wright S., Biehl C.* Island biogeographic distribution; testing for random, regular and aggregated patterns of species occurrence, *Am. Nat.*, **119**, 345—357 (1982).
267. *Lawlor L. R.* Overlap, similarity and competition coefficients, *Ecology*, **61**, 245—251 (1980).
268. *Sale P. F.* Overlap in resource use and interspecific competition, *Oecologia*, **17**, 245—256 (1974).

269. *Pinaka E. R.* Competition and niche theory. In: *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (May R. M., ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 167—196, 1981.
Очень хорошо написанная работа, в которой твердо отстаивается роль конкуренции как главного организующего фактора сообщества.
270. *Cody M. L.* *Competition and the Structure of Bird Communities*, Princeton University Press, Princeton, 1974.
271. *Gladfelter W. B., Ogden J. C., Gladfelter E. H.* Similarity and diversity among coral reef fish communities: A comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) Patch reefs, *Ecology*, **61**, 1156—1168 (1980).
272. *Casewell H.* Community structure: a neutral model analysis, *Ecol. Monogr.*, **46**, 327—354 (1976).
273. *May R. M.* The structure and dynamics of ecological communities. In: *Population Dynamics* (Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R., eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 385—408 (1979).
Обзор основных вопросов, возникших в результате теоретических и эмпирических исследований динамики отдельных популяций и математических моделей, используемых для изучения способов организации многовидовых систем
274. *Pimm S. L.* *Food Webs*, Chapman and Hall. Population and Community Biology series, London, 1982.
Лучшее из имеющихся в настоящее время введений в изучение пищевых сетей.
275. *Pimm S. L., Lawton J. H.* Number of trophic levels in ecological communities, *Nature*, **268**, 329—331 (1977).
В работе предложено объяснение длины пищевых цепей, отличное от господствующей в течение долгого времени энергетической точки зрения.
276. *Cohen J. E.* Ratio of prey to predators in community food webs, *Nature*, **270**, 165—167 (1977).
277. *Evans F. C., Murdoch W. W.* Taxonomic composition, trophic structure and seasonal occurrence in a grassland insect community, *J. Anim. Ecol.*, **37**, 259—273 (1968).
278. *Cole B. J.* Trophic structure of a grassland insect community, *Nature*, **288**, 77—78 (1980).
279. *Lakhani K. H.* Trophic structure of a grassland insect community, *Nature*, **299**, 375—376 (1982).
280. *Heatwole H., Levins R.* Trophic structure, stability and faunal change during recolonisation, *Ecology*, **53**, 531—534 (1972).
281. *Simberloff D. S., Wilson E. O.* Experimental zoogeography of islands: the colonisation of empty islands, *Ecology*, **50**, 278—295 (1969).
282. *Simberloff D. S.* Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community, *Ecology*, **57**, 395—398 (1976).
283. *Glasser J. W.* On the causes of temporal change in communities: modification of the biotic environment, *Am. Nat.*, **119**, 375—390 (1982).
284. *Wolda H.* Fluctuations in abundance of tropical insects, *Am. Nat.*, **112**, 1017—1045 (1978).
285. *Zaret T. M.* The stability/diversity controversy: A test of hypotheses, *Ecology*, **63**, 721—731 (1982).
286. *May R. W.* Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**, 413—414 (1972).
287. *Shorrocks B., Atkinson W., Charlesworth P.* Competition on a divided and ephemeral resource, *J. Anim. Ecol.*, **48**, 899—908 (1979).
288. *McNaughton S. J.* Stability and diversity of ecological communities, *Nature*, **274**, 251—253 (1978).
289. *Rejmanek M., Sary P.* Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems, *Nature*, **280**, 311—313 (1979).

290. Yodzis P. The connectance of real ecosystems, *Nature*, 284, 544—545 (1980).
291. Zaret T. M., Paine R. T. Species introduction in a tropical lake, *Science*, 182, 449—455 (1973).
Поразительный пример того, как интродукция одного хищника может вызвать изменения популяций на самых различных трофических уровнях.
292. Cole B. J. Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution, *J. Anim. Ecol.*, 52, 339—348 (1983).
293. Preston F. W. Time and space and the variation of species, *Ecology*, 29, 254—283 (1960).
294. Price J. H. Niche and community in the inshore benthos with emphasis on the macroalgae. In: The shore environment, vol. 2, (Price J. H., Irvine D. C., Farnham W., eds.), Systematics Association special volume, no. 17, pp. 487—564 (1980).
Полезный обзор определений и развития концепций ниши и сообщества; всесторонне рассмотрены такие термины, как гиперпространство, ширина ниши, перекрывание, упаковка видов.
295. Tilman D. C. Resource competition and community structure, Princeton University Press, Princeton, 1980.
Интересная монография, посвященная зависимостям между наличием лимитирующих ресурсов, конкуренцией и структурой природных и экспериментально нарушенных растительных ассамблей.
296. Schoener T. W. Field experiments on interspecific competition, *Am. Nat.*, 122, 240—285 (1983).
Очень важная обзорная статья, в которой собраны результаты всех полевых экспериментов по межвидовой конкуренции, проведенных к настоящему времени. Весь этот номер журнала посвящен экологии сообществ.
297. Connell J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments, *Am. Nat.*, 122, 661—696 (1983).
Статья, написанная с позиций, не совпадающих со взглядами приведенного выше обзора [296], но тем не менее свидетельствующая о важной роли межвидовой конкуренции в структуре сообщества.
298. Aarssen L. W. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition, *Am. Nat.*, 122, 707—731 (1983).
299. Fenchel T., Frier J., Kolding S. The evolution of competing species. In: Marine organisms, genetics, ecology and evolution (Battaglia B., Beardmore J., eds.), Marine Sciences, vol. 2, Plenum Press, New York, pp. 289—301 (1978).
В докладе рассмотрены экспериментальные данные по смещению признаков у видов морских организмов, принадлежащих к одному и тому же роду.
300. Bradshaw A. D. An ecologist's viewpoint. In: Ecological aspects of the mineral nutrition of plants (Rorison I., ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 415—427, 1969.
301. Roughgarden J. Competition and theory in community ecology *Am. Nat.*, 122, 583—601 (1983).
Автор с философских позиций выступает против критиков и критических статей о роли конкуренции в экологии сообществ.
302. Hughes R. N. Predation and community structure. In: The shore environment, vol. 2, Ecosystems (Price J., Irvine D., Farnham W., eds.), Syst. Assoc special volume, 17, Academic Press, London, pp. 699—728 (1980).
303. Hunter R. D., Russel-Hunter W. D. Bioenergetic and community changes in intertidal aufwuchs grazed by *Littorina littorea*, *Ecol.*, 64, 761—769 (1983).
304. Peterson C. Predation, competitive exclusion and diversity in the soft sediment benthic communities of estuaries and lagoons. In: Ecological

- processes in coastal and marine systems (Livingstone R. J., ed.), Marine Sciences 10, Plenum Press, New York, pp. 233—263, 1979.
305. *Lubchenco J.* Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.*, **112**, 23—39 (1978).
 306. *Moreno C. A., Sutherland J. P., Jara H. F.* Man as a predator in the intertidal zone of southern Chile, *Oikos*, **42**, 155—160 (1984).
 307. *Williamson M.* The land bird community of Stockholm: ordination and turnover, *Oikos*, **41**, 378—384 (1983).
 308. *Schoener T. W.* Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data, *Oikos*, **41**, 372—377 (1983).
Статья в томе, целиком посвященном островной биогеографии.
 309. *Connor E. F., McCoy E. D., Cosby B. J.* Model discrimination and expected slope values in species-area studies, *Am. Nat.*, **122**, 789—796 (1983).
 310. *Abbott I.* The meaning of Z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography, *Oikos*, **41**, 385—399 (1983).
 311. *Abele L. G.* The community structure of coral-associated decapod crustaceans in variable environments. In: *Ecological processes in coastal and marine systems* (Livingstone R. J., ed.), Marine Science 10, Plenum Press, New York, pp. 265—287 (1979).
 312. *Rey J. R.* Ecological biogeography of arthropods on *Spartina alterniflora* islands in N. W. Florida, *Ecol. Monog.*, **51**, 237—265 (1981).
Экспериментальное исследование реколонизации островов после уничтожения их фауны.
 313. *Ahlén I.* The bat fauna of some isolated islands in Scandinavia, *Oikos*, **41**, 352—358 (1983).
 314. *Blaustein A. R., Kuris A. M., Alió J. J.* Pest and parasite species-richness problems, *Am. Nat.*, **122**, 256—266 (1983).
 315. *McCoy E. D., Rey J. R.* Area-related species richness: the uses of ecological and paleontological data, *Am. Nat.*, **122**, 567—569 (1983).
 316. *Southwood T. R., Kennedy C. E. J.* Trees as islands. *Oikos*, **141**, 359—371 (1983).
 317. *Haila Y.* Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonisation, *Oikos*, **41**, 334—351 (1983).
 318. *Bush A., Holmes J.* Niche separation and the broken stick model: use with multiple assemblages, *Am. Nat.*, **122**, 849—855 (1983).
 319. *Travis J., Ricklefs R. E.* A morphological comparison of island and mainland assemblages of neotropical birds, *Oikos*, **41**, 434—441 (1983).
 320. *Connor E. F., Simberloff D.* Interspecific competition, and species occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence, *Oikos*, **41**, 455—465 (1983).
Обзор разного рода нулевых моделей, к применению которых автор относится весьма положительно.
 321. *Case T. J.* Niche overlap and assembly of island lizard communities. *Oikos*, **41**, 427—433 (1983).
 322. *Simberloff D.* Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords, *Am. Nat.*, **122**, 626—635 (1983).
 323. *Quinn J. F., Dunham A. E.* On hypothesis testing in ecology and evolution, *Am. Nat.*, **122**, 602—617 (1983).
Авторы оспаривают полезность и логические преимущества «нулевых» моделей при описании распределения видов на островах.
 324. *Briand F., Cohen J.* Community food webs have scale invariant structure, *Nature*, **307**, 264—267 (1984).
 325. *Pimm S. L.* The complexity and stability of ecosystems, *Nature*, **307**, 321—326 (1984).
 326. *King A. W., Pimm S. L.* Complexity, diversity and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results, *Am. Nat.*, **122**, 229—239 (1983).

Предметный указатель

- Адаптация** 29, 85, 86
— видов-жертв 86
— физиологическая 123
Аллелопатия 41
Аллопатрия 42, 45, 46
Амфибии 28
Ассамблеи
— определение 11
— правила образования 146, 147
— простейших, разнообразие видов 81—82
Астры 68
Асцидии 80
- Бабочки, относительное обилие** 131
— расстояние до ближайшего соседа 151
Бакланы, распределение ресурсов 64
Барьеры топографические 12, 112—113
Белки 39—40, 40—41
— лимитирующее сходство 53—54
— межвидовая конкуренция 39—40
— разнообразие 117—118
— — и продуктивность 121—122
— — и разнообразие растений 118
Блюдечки, конкурентное исключение 41
Богатство видовое, градиенты местообитаний 16—17
— — градиенты широтные 14—16
Божьи коровки 83
- Видообразование** 72—73, 87—88, 101—102, 104—105, 110, 160
— географическое 104—105, 106—107
— конкурентное 104—105, 106—107
Виреоны 69
Вода, как ресурс 35—36, 40—42, 65—66, 67—68, 74—75
Водоросли 43
— диатомовые, относительное обилие 131
— песчаного дна 76
— приливно-отливной зоны 76, 81, 87
— широтные градиенты 17
Возрастные классы, лимитирующее сходство 57
Воробьи, конкурентное исключение 41
Время эволюционное 28—29, 30—31, 73—74, 94—97, 107, 110—111
— экологическое 28—29, 30—31, 48—49, 73—74, 110—112
Всеядность 159
Выедание 74
— побочные последствия 78
- и разнообразие видов растений 73—77, 81, 113, 114
— растений растительными животными 74
Вымирание 93—96, 97—98, 100—101, 103, 106, 113, 160
Высвобождение конкурентное 36—38, 43, 50, 143
Вьюрки 37, 47, 48
- Гагарки, уровни ресурсов** 47, 64
Галапагос (острова) 30, 47
Гильдии, конкурентное высвобождение 150
— определение 13
— и стабильность сообществ 159
Гиперпространство, ниши 109
— перекрывание 23—25, 59—60
— сообщества 31
Гипотеза, изменчивости ниши 33, 37—39, 45—47, 69—70, 153—154
— каноническая 132—135, 143—144
— кольцевой сети 124, 126
— минимальной структуры ниши 133
— постепенного изменения видового разнообразия 117—118
— преимущественного захвата 136—138, 138—141, 143—144
— продуктивности 120—122
— равных возможностей 126
— «стабильность — время» 113—114, 114—115
Гладыши, распределение ресурсов 61, 64
Голец 39
— сдвиги ниши 44
Голотурии, широтные градиенты 17
Градиенты широтные 14—15, 77—78, 109—110, 110—111, 118—120, 143, 147—148
Грибы, разнообразие видов 100
Грызуны 41
— компенсация плотностью 37—38
— и конкурентное исключение 41
— и лимитирующее сходство 55, 56—57, 58—59
— и перекрывание ниш 47—48
— правила образования ассамблей 146—147
— пустынные зерноядные 47, 56, 106—107, 111—112, 147—149
— разнообразие и продуктивность 120—121
— распределение 41—42, 49—50
— ресурсов 63—65, 106—107

Грызуны

- сдвиги ниши 42—43
- уничтожение семян 77
- и хищничество 89—90

Двукрылые, растительноядные 75

- и разнообразие растений-хозяев 118
- Дерева 68—69
- выедание 74—75
- межвидовая конкуренция 77—78
- разнообразие видов 14—15, 76—78, 126—128, 133—134, 150—151
- широтные градиенты 14—15, 77—78
- Диморфизм половой 36—37, 57—58, 69—70
- Дрозофилы, изменчивость ниш 37—38
- широтные градиенты 15

Желуди морские, конкурентное исключение 41

Животные, беспозвоночные 87

- лимитирующее сходство 54
- морская инфауна 118
- морской бентос 81, 90—91, 106, 120
- обитающие на дереве 151, 156—157
- приливно-отливной зоны 79, 159
- речные 106
- сидячие 124
- дневные 60
- ночные 60—63
- плотоядные, конкуренция 90, 91
- позвоночные, лимитирующее сходство 53, 54
- наземные 131—132
- распределение ресурсов 64, 66
- широтные градиенты 16—17
- пойкилотермные 64
- растительноядные 72, 84, 90—91, 156
- взаимодействие с растениями 74—78
- влияние на ассамблею растений 73—78
- разнообразие видов 66—79
- сумчатые, широтные градиенты 17
- как аналоги плацентарных 37
- территориальные 35—36, 42
- травоядные, лимитирующее сходство 58
- Жуки, разнообразие растений-хозяев 118
- скакуны, лимитирующее сходство 55—56
- распределение ресурсов 64

Злаки 68—69

- Зоны адаптивные 28, 69, 111
- симпатрические 42, 43—45, 45—46, 53—54, 57—58
- Зоопланктон 49—50, 64, 77—78, 78—79, 83—84 117—118

Игуаны, конкуренция межвидовая 42

- распределение ресурсов 64
- сдвиги ниши 43
- ширина ниши 27, 33—34, 38, 132, 151
- Иммиграция 94—96, 100—101, 160
- Интерференция 32, 40, 146
- Исключение конкурентное 19, 22—25 32
- 36, 38—42, 50, 52—53, 59—60 68—70 85—86, 91—92, 100, 160
- и хищничество 76—77
- эксперименты 39—42

Кактусы 29, 67

- Калаи 77, 81—82, 83—84
- Каланды (веселогоние), распределение ресурсов 64
- Клещи, насыщение видовое 106

Климат и разнообразие видов 112, 113, 115, 116, 117

- Кoadаптация 96, 112
- Козы, влияние на растительность 78
- Колибри 50—51, 64
- Колонизация 96, 101, 102, 111, 137
- Комары, личинки 81
- Компенсация плотностью 37, 143
- Конкурентоспособность 81
- Конкуренция 23, 72, 90—93, 152, 153, 160
- внутривидовая 32, 33, 35—36, 50, 69, 77, 80, 142
- гипотеза видового разнообразия 32, 122, 123, 126, 127, 143
- диффузная 27, 34, 44, 49, 125, 153
- и изменчивость среды 115—118
- и колонизация 94, 101
- коэффициент 26, 108
- межвидовая 32, 34, 38—50, 69—70, 72, 83, 84, 85, 117, 142, 114, 153, 160
- между гильдиями 150
- между полами 69—70
- и нейтральные модели 152
- и неоднородность среды 118—119
- и обилие ресурсов 26, 40—47, 143
- ослабление 124
- и относительное обилие видов 136, 137, 138
- и перекрывание ниш 26—27, 34, 47—49 60—61
- в прошлом 49—50, 85
- теория 39, 69
- и трофический статус 90—91
- и хищничество 85—92
- и ширина ниши 32—51
- экспериментальные исследования 38 41 85, 94
- Контроль биологический 74, 75, 76, 84
- Кораллы 15, 124, 127
- разнообразие 114—117
- сообщества рифов 80 123
- широтные градиенты 14, 15
- Коровы, влияние на растительность 76
- Кролик, выедание 74—75, 78
- уборные 78
- Козволочия 86
- Кузнечики 60, 64
- Кустарники, конкуренция внутривидовая 35—36
- конкуренция межвидовая 40—42, 50—51
- пустыни 20—21, 35—36, 40—42, 42—43, 50—51, 66—67
- разнообразие видов и размер ниш 42—43, 150—151

Ласточки 60

- Леса, бореальные 20, 25
- дождевые тропические 15—16, 77, 88—89, 115, 119, 126, 127
- разнообразие видов 42
- умеренных зон 67—68, 118—119
- широтное разнообразие 17

Лесная сталья 76

Лимитирующее сходство 52—58, 59, 63 96—

- 97, 105—106, 145—146, 151, 152—154
- закон *Дайара* 54—58
- критика 56—57
- правило *Хатчинсона* 54—58, 144—145
- степень 53, 56, 152—153
- теоретические модели 52—53
- Листья, вечноезеленые 66—67
- сезонное поведение 66—67
- Лошади влияние на растительность 76

Мидии 79—80, 124

Мизиды 79

- Млекопитающие, влияние на растительность 76
- вымирание 106
 - горных районов 99
 - конкурентное высвобождение 36—37
 - лимитирующее сходство 52—54
 - насыщение видовое 106
 - перекрывание ниш 47—48
 - распределение ресурсов 64
 - эксперименты с вмешательством 40—41
- См. также* Грызуны
- Моллюски, брюхоногие 114
- — относительное обилие 135—136
 - — широтные градиенты 14—15
 - двустворчатые 80
 - переднежаберные широтные градиенты 16—17
- Мох 20
- Муравьи, дождевых тропических лесов 64
- жнецы 42
 - компенсация плотностью 37
 - конкурентное исключение 41
 - конкуренция между видами 123
 - ослабление конкуренции 124—125
 - относительное обилие видов 135
 - перекрывание ниш 48
 - перекрывание ресурсов 64
 - пустынные 42, 64
 - разнообразие видов 118, 156
 - распределение видов 146, 156
 - уничтожение семян 77
 - широтные градиенты 14
- Мухомовики, распределение пищи 57, 64
- распределение ресурсов 64
- Мшанки, конкурентное исключение 39
- Мыши летучие, изменчивость ниши 38
- — корреляция между числом видов и площадью 98
 - — лимитирующее сходство 54
 - — морфологические признаки 151
 - — перекрывание ресурсов 64
 - — сосуществование видов 60
- Насекомые, изменчивость популяции 157**
- количественные отношения между жертвами и хищниками 154—155
 - листоядные 72—73, 84—86, 125—126
 - лимитирующее сходство 53—54
 - насыщение видовое 106
 - относительное обилие видов 130—131, 137
 - разнообразие видов 79, 100—101, 118, 125—126
 - распределение ресурсов 64
 - растительноядные 85—87, 100—101, 125—126, 158
 - — корреляция между числом видов и площадью 100—102, 125—126
 - — с неполным превращением и динамикой ниши 26
 - тропические 118, 199, 157
 - трофическая структура 156—157
- Нематоды 84
- Ниша экологическая, диверсификация гипотезы 122
- — динамика 118, 120, 135—136, 137—138
 - — дискретность 21
 - — измерение степени перекрывания 25—26, 52—54, 73—74, 87
 - — количество в сообществах 20—21, 27—29, 108, 110
 - — компонента внутривидовой 22, 33, 37—38
 - — межвидовой 22, 33, 37—38, 153—154
- Ниша экологическая
- — пространство 93, 117—118, 148—152, 153—154
 - — размерности 58—60, 93—94
 - — разобщенности 25
 - — у растений 65—69
 - — реализованная 20, 23, 27—28, 31—32, 47—48, 50—51
 - — сверхдисперсия 144—146
 - — сдвиги 42—45, 85, 146—147
 - — фундаментальная 20—21, 22—24, 27—28, 31, 40—42, 43, 50
 - — включение в нишу другого вида, многомерный подход 19—21, 59—60, 70, 71, 91—92
- Ногохвостки почвенные, распределение ресурсов 64
- Обилие видов относительное 13—14, 14—15, 35—36, 129—141, 160
- Обновление видов, морских беспозвоночных 106
- — на островах 29—30, 94—96
 - — насекомых 94—96
 - — птиц 94—96
- Оболочки, широтные градиенты 14—15
- Овцы, влияние на растительность 76
- Окружающая среда, гетерогенность
- — градиенты 20, 59, 112
 - — изменчивость и разнообразие 115—117
 - — нарушение 72, 78, 90, 115, 116
 - — промежуточное, гипотеза 115, 116
 - — стабильность и разнообразие 113—115
- Омары, влияние на сообщества приливно-отливной зоны 77
- Опушечка 83
- Опыление 68
- Освещенность, как ресурс 20, 25, 66, 67—68
- и конкуренция 74—75, 80
- Острова, биогеографическая теория 94—100, 101—102, 132—133
- естественная среда 98—100
 - изобилие видов 36—37, 93—94, 96—97
 - искусственные 96
 - континентальные 93—94
 - материк 36, 94
 - места перешейков 94
 - настоящие 94—95, 101—102
 - насыщение видами 93—94, 98—100
 - обновление видов 29—30, 94—96
 - распределение видов 42, 146—147
- Отбор, зависящий от частоты встречемости 87
- естественный 32, 45
- Офиуры, широтные градиенты 17
- Паразитонды 78, 79, 116—117, 154—156, 158—159
- Паразиты, животных 77—79, 83—84, 123—124, 126—127
- растений 79, 100—102
- Пастбища, искусственные 76
- обилие видов 139
 - разнообразие видов и размер ниш 42—43, 151
 - — — стабильность 158, 159
 - травливание 76
 - экспериментальное удаление видов 41
- Пауки, кругопряды 57—58, 64
- лимитирующее сходство 53—54, 56—57
 - распределение ресурсов 64

- хищные 56—57, 64
- Перекрывание ниш, гипотеза 26—28, 34—35, 47—50, 151, 158
- дифференциальное 52—71, 93
- между полями 69—70
- у животных 60—66, 143—144
- у растений 65—69, 143—144
- измерение 25—27, 70—71, 72
- и конкуренция 26—28, 34, 108, 153—154
- и лимитирующее сходство 56—57
- последствия 23—25
- приемлемое 70—71, 113—114, 151, 160
- и хищничество 72—74
- Печеночники 68
- Пилюльщики минеры, разнообразие 118
- корреляция между числом видов и площадью 101
- Питательные вещества, возвращение в круговорот 78
- лимитирующие 35—36, 65—66, 67—68, 93
- и пространственная неоднородность среды 66
- Пища, как ресурс 154—155
- перекрывание 60—63
- потребление 54 63—65
- Пищевые сети 154—155, 158—159
- Пищевые цепи, длина 154—155
- Пиявки, ширина ниши 48
- Планктон, динамика ниш 28—29
- парадокс 117 *См. также* Зоопланктон
- Плоды, выедание 77, 119
- Площадь корреляция с числом видов 12—13, 96—97, 100—101, 132—133, 143—144, 153—154
- — — — — величина Z 96—98
- — — — — гипотеза о ее значении как таковой 97—98
- — — — — гипотеза разнообразия местообитаний 98
- — — — — объяснения 97—99
- Погода как агент изреживания 88
- Полевки 117
- Полиморфизм 22 68—69
- Полихеты, разнообразие видов 114
- Почва 66, 69—70, 76, 77—78, 118—119
- Пространство, как ресурс 38—39, 69—70, 79—80
- монополизация 80
- распределение 42—43, 64, 82—83
- Птицы, видовое равновесие 94, 95, 96, 103
- разнообразие 111, 114, 118, 150, 151
- компенсация плотностью 37
- конкурентное высвобождение 36, 37
- корреляция между числом видов и площадью 96, 97, 98
- лимитирующее сходство 54, 55, 146
- насекомоядные 14, 42, 119
- насыщение видами 105
- ниши изменчивость 37 38
- сверхдисперсия 145, 146
- обилие видов 133—135, 136 152
- обитающие в кронах деревьев 37, 47, 48, 49, 64, 69
- половой диморфизм 69
- распределение ресурсов 60, 62, 63
- видов на островах 41, 145, 146
- славковые 38 68—69
- сообщества конвергенция 147—150
- правила образования ассамблей 146—147
- Средиземноморья 30, 105
- широтные градиенты 14, 17
- эврифаги 38
- Равновесие, ассортативное 96, 102
- коинкурентное 66—69, 81
- Равноиогие, конкурентное высвобождение 36
- широтные градиенты 15
- Радиация адаптивная 37, 104
- «Разломанной палки» гипотеза 135—137, 138—141, 143—144
- Разнообразие видовое 14—15
- и благоприятность среды 112—114
- внутриэкологическое (α) 102—104, 104—105, 106—107
- и время 110—112
- и гипотеза перекрывания ниш 47—50
- и загрязнение 88
- и изменчивость среды 114—115, 115—117
- индексы 14
- и компенсаторная смертность 123—125
- и конкуренция 32—51, 69—70, 85, 87—92, 121—124
- межэкологическое (β) 76—77, 102—104, 105—107, 110—111, 118—119
- и площадь 119—120
- и погода 88—89
- и постепенное изменение среды (предсказуемость климатических изменений) 116—118
- и продуктивность 119—122
- и пространственная неоднородность 117—120
- региональное (γ) 107
- и стабильность окружающей среды 113—115, 156—159
- теории и гипотезы 108—128
- устойчивое 91—92, 101—102
- и хищничество 72—73, 84, 85—86, 87—89, 89—91
- Разнообразие родов 106
- Ракообразные, динамика ниши 28
- разнообразие видов 79
- Распределение, видов 85
- на островах 145, 146
- логарифмически нормальное 130—135
- особый 35—36
- ресурсов 54—55, 57—58, 72—73, 87—88, 90—91, 115—118, 117—118, 123, 127
- временное 60—63, 117—118
- в пределах вида 68—69
- пространственное 61—63, 70—71, 82—83
- «шахматное» 42, 46
- Растения, бобовые 69
- вечнозеленые 67
- вторичный метаболизм 74—75, 79, 83—84
- «компетиторы» 67—68
- корреляция между числом видов и площадью 12
- многолетние 74—75, 117—118
- обилие видов 131, 136—138, 152—153
- однолетние 75, 117—118
- плоды, выедание 77—78
- различия форм роста 66—67
- разнообразие 71—72, 76—77, 113—114, 117—119, 120—121, 151—152
- рудеральные 67
- сезонные циклы 67—68
- сосудистые 113, 137—138, 158—160
- сосуществование разных видов 66—67
- стратегии жизненные 67—68
- «стресс толерантные» 67—68
- травянистые 66—67, 68—69, 116—118
- хозяева, как аналоги островов 100—101
- — — — — разнообразие 117—118

Растения

- цветковые, временное распределение 67—69
- корреляция между числом видов и площадью 102—103
- нарушение «шахматного порядка» 42
- Растительность параму 99
- Редуценты и конкуренция 91
- Рельеф топографический 14—15
- Ресурсы, доступность 66—67, 116—117, 127—128
- и стабильность 113
- измерения 22—24, 53—54, 63—65
- использование, и жизненные стратегии растений 67
- изменчивость 22, 57—58, 58—59, 65—66
- спектр 20—21, 22, 25—26, 45—46, 52—53, 53—54, 93—94, 108—110
- эффективность 37—38, 67—68, 69—70
- матрица 25—26
- лимитирующие 58—59, 65—66, 91—92
- минеральные 74
- непрерывность/измерение/градиент 22—24, 26—27, 33—34, 57—58, 59—60, 63—65, 72, 112, 113
- обилие и конкуренция 26—27, 32
- разделение 63—65, 66—68
- и разнообразие видов 108, 151
- скорость восстановления 78
- уровни 50—51, 82—83, 151
- и динамика ниши 28—29
- и разнообразие видов 47—48, 120—121, 151—152
- и хищничество 91—92
- и ширина ниши 46—47
- Рост аллометрический 56
- Ручейники, распределение ресурсов 64
- хищные личинки 90
- Рыбы 117, 136
- коралловых рифов 60, 63, 148
- обилие видов 133, 135—136, 152—153
- растительноядные 76
- хищничество 79, 80—83
- Саламаандры, закон *Дайара* 54—55
- лимитирующее сходство 53—54
- распределение ресурсов 64
- сдвиг ниши 42—43
- хищничество 78—79
- Самозреживание 35—36
- Сверчок, распределение ресурсов 60, 64
- Семена, вес 74—75
- и растительность 74—75
- выделение 76—78, 118, 119, 126—128
- Смертность компенсаторная 72
- гипотеза разнообразия видов 123, 124
- Смещение признаков 45, 46, 85, 142—143
- Смолевка половой диморфизм 70
- Совместное существование (сосуществование) 50, 55, 58, 72, 81, 86, 107, 160
- и дифференциальное перекрывание ниш 60
- и компенсаторная смертность 72
- и конкурентное исключение 19
- и перекрывание ниш 24, 70—71
- и размерность ниш 59
- у растений 65, 66, 67, 68
- и смещение признаков 45
- Сом клариевый 81
- Сообщества, водные 76
- воздействие растительноядных животных 76
- закономерности в организации 141, 142—143

Сообщества

- коинвергенция 102, 146—150
- модели 52—53, 73, 133—134, 145
- насыщение 58—59, 70—71, 93—107, 108—109, 143—144, 151, 153—154
- нейтральные модели 152—153
- неравновесие 109, 116—117, 122—123
- определение 11, 12
- Организация 14, 29, 31, 66, 74, 153
- пищевые сети 154—159
- правила структуры 142—143, 152—154
- приливо-отливной зоны 76, 79, 81—83, 159
- равновесие 109, 122, 123
- структура 143—160
- определение 12—14
- проявления 154—159
- уровни изучения 13—14
- Специализация 108—110, 110—111, 116—117, 121—122, 153—154
- местообитания 117—118
- пищевая 120—121
- степень 108—110, 153—154
- Среда окружающая, благоприятность и разнообразие видов 113—113
- загрязнение 88, 113—114, 120—121
- измерения 18
- концепция ниши 52—53, 60—61, 63, 64
- нарушения, гипотеза разнообразия видов 115—117
- — физические 74, 112
- — неодиорическое 153—154
- Стабильность 93—94
- гипотеза времени 113—115, 119—120
- и разнообразие видов 156—160
- Статус трофический и хищничество 90—91
- Таксономическая близость 49—50, 100—102
- Тараканы тропические, распределение ресурсов 64
- Теория, оптимального фуражирования 33—34, 60—61
- — и лимитирующее сходство 57—58
- — и ширина ниши 28—29
- равновесия 94—96
- и внутривидовое взаимодействие 96
- и конкуренция растений за ресурсы 116, 122
- и межвидовое взаимодействие 96, 102
- для материков 105, 106
- для островов 96, 101
- Территория, размер 97—98
- Травы 20, 69, 74, 116
- Тропики 15—16, 88—89, 89—90, 110—111, 111—113, 119—120, 121—122
- Убежища 61—62
- Улитки морские 45—46
- Умеренный пояс 110—111, 111—113, 119—120, 121—122
- Упаковка видов 17, 46—47, 53—54, 69—70, 96—97, 104—105, 121—122, 124—125, 146—147
- Уравнения *Лотки* — *Вольтерра* 19, 26—27, 48—49, 52—53, 69
- Уровни трофические 11, 13—14, 87—88, 90—91, 154—157
- «каскадный эффект» 76—77, 80—83
- конкуренция 90—91
- разнообразие 113—114
- Устойчивость 20, 31, 111—112
- против растительных организмов 88—89
- Факторы среды, биотические 120—125
- — флуктуации 113

Физиология и распределение ресурсов 64
 Фильтраторы, лимитирующие сходство 58
 Фишеровский ряд 129—131, 138—141

Хищники 28—29, 45—46, 56, 85—87, 91—92, 101—102, 123—125
 — взаимодействие с животными 78—84, 85—86, 117—118
 — взаимодействующие «сильно» 82
 — — «слабо» 81
 — ключевые 80, 124—125
 — количественные отношения с жертвами 154—155
 — перекрывание ниш 26—27, 56—57
 — предпочтение 73, 82—83
 — распределение 63—64
 — специализированные 73
 — эффективность фуражирования 89—90
 Хищничество 22—23, 93—94, 101—102, 115—116, 160
 — гипотеза разнообразия видов 72—74, 78—79, 82—83, 85—86
 — давление 81—82, 82—83, 87
 — «каскадный эффект» 81, 82, 86, 87
 — отбор 80—81
 — ответ функциональный 73—74, 89—90
 — — числовой 73
 — переклечение 73, 91—92
 — и плотность жертвы 73—74, 85—86
 — и разнообразие видов 72—84, 123, 124—125, 143—144
 — трофический статус 90—91
 — умеренность 118—119
 — и физическая среда 87—90

— экспериментальные методы 73—74, 80—81
 Хлопковые крысы 117

Цикадки, распределение ресурсов 64, 103
 Цикады, распределение ресурсов 64

Черви плоские, конкурентное исключение 41

Ширна ниши 17, 21, 36—38, 42—43, 50, 91—92, 108—110, 113—114, 120—123, 143, 150—151, 153—154
 — — и конкуренция 32—51
 — — математические индексы 23
 — — определение 22—24
 Шмели, разнообразие видов 118
 — сдвиги ниши 43

Щавель 41

Щитовики 83

Эволюция конвергентная 29—30, 36—37

Экопотенциал 31

Эксперименты с вмешательством 38—39, 40—41, 94—95

Ястребы 60

Ящерицы, лимитирующее сходство 53—55, 145—146

— насыщение видов 96—97, 98—99, 105—106

— различия между континентами 149—152

— экологическая эквивалентность 93

Указатель латинских названий

Acanthaster 80

Alcyonidium hirsutum 43 см. также Мшанки

Amorosa dumosa 35, 41

Bromus mollis 68

Centrus 69

Ceriodaphnia 79

Chrysolina quadrigemina 74

Cichla orcellaris 81

Coregonus 30

Crocus vernus 68

Daphnia curinata 117

Ducula spp. 55

Enhydra lutris 77, 81—82, 83—84 см. также Калан

Erodium botrys 68

Eupobdellidae см. Пиявки

Erythronium dens-canis 68

Euphorbiaceae 29

Fucus serratus 43

Geospiza spp. 37, 47, 48 см. также Вьюрки

Hydrobia 45—46 см. также Улитки морские

Hydropsyche 64

Hypericum perforatum 74

Larrea tridentata 35, 40

Melaniris 81—82

Mercurialis perennis 70

Mytilus californianus см. Мидии

Passer herbulus henslowii 69

Perca fluviatilis 39

Perna см. Моллюски двусторчатые

Pinus cembra 77

Pisaster 79—80

Plethodon 41

Porcillopora 80

Ptilinopus 55

Rumex acetosa 41

— *acetosella* 41 см. также Щавель

Salmo trutta 44

Salvelinus alpinus 39 см. также Голец

Scardinius erythrophthalmus 39

Sciurus californiensis 40

Sciurus vulgaris 40

Silene dioica 70

Solidago spp. 68

Spinacea oleracea 69

Stichaser 80

Strongylocentrotus purpuratus 76

Thais 80, 81

Trophis involucreta 70

Typhlosaurus spp. 45

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие	9
Глава 1. Введение и определения	11
1.1. Сообщество	11
1.2. Структура сообщества	12
1.3. Видовое разнообразие	14
1.4. Тенденции в изменении видового богатства	14
1.5. Новая формулировка проблемы	17
Глава 2. Теория ниши	18
2.1. Развитие концепции ниши	18
2.2. Ширина ниши	22
2.3. Перекрывание ниш	23
2.4. Диффузная конкуренция	27
2.5. Динамика ниши	28
2.6. Ниша — свойство вида или сообщества?	29
2.7. Краткое содержание главы	31
Глава 3. Конкуренция и ниша; воздействие конкуренции на ширину ниши	32
3.1. Теоретические представления о воздействии конкуренции на видовую нишу	33
3.2. Критерии для выявления конкуренции в полевых условиях	35
3.3. Результаты внутривидовой конкуренции, наблюдаемые в природе	35
3.4. Результаты межвидовой конкуренции, наблюдаемые в природе	38
3.5. Заключение	50
Глава 4. Конкуренция и ниша; лимитирующее сходство и дифференциальное перекрывание ниш	52
4.1. Лимитирующее сходство	52
4.2. Степень лимитирующего сходства	53
4.3. Размерность ниши и дифференциальное перекрывание	59
4.4. Заключение	70
Глава 5. Хищничество и видовое разнообразие	72
5.1. Теоретические исследования	73
5.2. Взаимодействия между растением и растительноядным животным	74

5.3. Взаимодействия хищник — жертва	78
5.4. Снижение видового разнообразия сообщества под влиянием хищничества	80
5.5. Заключение	82
Глава 6. Конкуренция и хищничество — комплементарность этих гипотез	85
6.1. Спорные моменты	85
6.2. Взаимодействия между конкуренцией и хищничеством	87
6.3. Классификация	87
6.4. Заключение	91
Глава 7. Насыщение сообществ	93
7.1. Настоящие острова	94
7.2. «Островные» местообитания	99
7.3. Растение-хозяин как аналог острова	100
7.4. Насыщение материков	102
7.5. Заключение	107
Глава 8. Тенденции видового разнообразия — теории и гипотезы	108
8.1. Время	110
8.2. Условия окружающей среды	112
8.3. Биотические факторы	120
8.4. Объяснение закономерностей видового разнообразия на двух конкретных примерах	125
8.5. Заключение	127
Глава 9. Относительное обилие видов	129
9.1. Фишеровский (логарифмический) ряд	129
9.2. Логарифмически нормальное распределение	130
9.3. Гипотеза «разломанной палки» или случайной границы ниши	135
9.4. Гипотеза преимущественного захвата или гипотеза геометрического ряда	136
9.5. Заключение	138
Глава 10. Структура сообщества — закономерности и правила	142
10.1. Закономерности в структуре сообществ	142
10.2. Сообщества — случайные или структурированные группировки видов?	144
10.3. Правила организации сообществ	152
10.4. Проявления структуры сообществ	154
10.5. Зависимости стабильность/разнообразие	157
10.6. Заключительные замечания	160
Литература	161
Предметный указатель	177
Указатель латинских названий	182